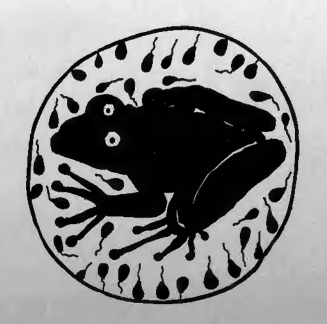
ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY





September 1992 **Volume 10, N° 2**



International Society for the Study and Conservation of Amphibians
(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

BOARD FOR 1992

President: Raymond F. LAURENT (Tucumán, Argentina).
General Secretary: Alain DUBOIS (Paris, France).
Treasurer: Dominique PAYEN (Paris, France).
Deputy Secretary, Europe: Günter GOLLMANN (Wien, Austria).
Deputy Treasurer, Europe: Annemarie OHLER (Paris, France).
Deputy Secretary, outside Europe: David B. WAKE (Berkeley, U.S.A.).
Deputy Treasurer, outside Europe: Janalee P. CALDWELL (Norman, U.S.A.).
Other members of the Board: Jean-Louis FISCHER (Paris, France); Roy W. MCDIARMID (Washington, U.S.A.); James I. MENZIES (Boroko, Papua New Guinea).

TARIFFS 1992

	Individuals	Institutions
Subscription to *Alytes* alone	250 FF / 50 $	500 FF / 100 $
Subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*	270 FF / 54 $	540 FF / 108 $
Back issues of *Alytes*: single issue	60 FF / 12 $	120 FF / 24 $
Back issues of *Alytes*: one complete volume (4 issues)	200 FF / 40 $	400 FF / 80 $
Back issues of *Alytes*: complete set volumes 1 to 9	1440 FF / 288 $	2880 FF / 576 $

Five-years (1992-1996) individual subscription to *Alytes*: 1000 FF / 200 $.
Life individual subscription to *Alytes* from 1992 on: 5000 FF / 1000 $.
Patron life individual subscription to *Alytes* from 1992 on: 10000 FF / 2000 $ *or more*.

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA. Back issues of this bulletin are also available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

Inclusive Section or Group affiliation to ISSCA: 250 FF / 50 $.
Individual subscription to the ISSCA Board Circular Letters: 200 FF / 40 $.

MODES OF PAYMENT

– In French Francs, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris.
– In French Francs, by cheques payable to "ISSCA", sent to our Secretariat (address above). If you wish to pay by "Eurocheques", please add 20 FF to your payment.
– In U.S. Dollars, by cheques payable to "ISSCA", sent to Janalee P. CALDWELL, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 73019, U.S.A.



INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

September 1992 **Volume 10, N° 2**

Alytes, 1992, **10** (2): 37-62.

Les Amphibiens de São Tomé et Principe: révision systématique, cris nuptiaux et caryotypes

Catherine LOUMONT

Muséum d'Histoire Naturelle, route de Malagnou,
1211 Genève, Suisse

Two species of gymnophiones and five species of anurans are endemic of the islands in the Gulf of Guinea. They provide evidence that speciation affected morphology and calls but that chromosomal diversification was low. Although variations in chromosome morphology were observed, the caryotypes are not strongly divergent between the insular species and their closest relatives on the continent.

INTRODUCTION

HISTORIQUE

La connaissance de la faune amphibienne des îles du Golfe de Guinée a débuté il y a plus d'un siècle avec principalement les travaux de PETERS (1863, 1868, 1870, 1874, 1880), HALLOWELL (1844), BOCAGE (1873, 1886), BEDRIAGA (1892) et BOULENGER (1906 a-b). Huit espèces sont alors reconnues par ces auteurs: *Dermophis thomensis* ou *Siphonops brevirostris*, *Rana newtoni*, *Hyperolius molleri*, *Hyperolius thomensis*, *Arthroleptis calcaratus*, *Arthroleptis feae*, *Hylambates palmatus* et *Ixalus concolor*. Puis les îles tombent dans l'oubli.

La systématique des Gymnophiones est révisée par PARKER (1941) et TAYLOR (1965) qui décrit *Schistometopum ephele*. MANAÇAS (1958) rapporte aussi quelques données sur *Leptopelis palmatus*.

Il faut attendre PERRET (1976, 1988 a-b), qui distingue sans ambiguïté l'existence d'un endémisme élevé, au niveau spécifique avec le "vrai" *Leptopelis palmatus*, et au niveau générique avec *Nesionixalus*, pour que la connaissance de cette faune insulaire progresse de façon substantielle.

São Tomé et Principe sont des îles volcaniques situées dans le prolongement de la dorsale éruptive camerounaise. La mise au point de l'endémisme de leur batrachofaune devient essentielle, au regard d'investigations plus modernes, et ce d'autant plus que la faune amphibienne camerounaise s'avère remarquable (Amiet, 1989).

Les descriptions d'espèces précédemment publiées seront regroupées, précisées et présentées sous leur taxinomie actuelle. Les données bioacoustiques et chromosomiques permettront d'aborder certains aspects évolutifs illustrant l'endémisme insulaire.

Situation, climat, hydrographie

L'île de São Tomé est dominée par un massif volcanique qui culmine à 2024 m, et dans ses plus grandes dimensions elle mesure environ 30 sur 45 km. Tandis que les côtes ouest sont abruptes et très arrosées, la moitié est présente des pentes plus douces où sont localisées les plantations de cacaoyers. De nombreuses rivières s'écoulent du centre de l'île vers la mer, au fond de vallées profondes. Elles sont abondamment alimentées par les pluies tropicales. Le climat est sud-équatorial. La saison sèche débute fin juin et culmine en septembre; avril et mai sont très humides et les tornades sont régulières. Mais une série de microclimats nuance cet ensemble et offre un éventail allant de la forêt équatoriale humide, la plus répandue, à la savane à baobabs de type sahélien au nord.

A 146 km au nord, l'île de Principe est plus petite, environ 10 sur 18 km. Tout le sud, c'est-à-dire la majorité de sa surface, est couvert de forêts équatoriales désertées par les habitants et d'où émergent quelques magnifiques pitons volcaniques (948 m). Une petite plaine alluviale occupe le fond de la baie de San Antonio; elle est rapidement ceinturée de hauts plateaux variant entre 300 et 500 m d'altitude. Cacaoyères et habitations y sont principalement localisées.

Flore

Une végétation dense recouvre complètement les îles, mais, aux siècles derniers, l'homme a profondément modifié le caractère primitif de celles-ci, surtout de São Tomé, en abattant la forêt vierge et en établissant des plantations. Tous les étages ont été touchés: entre 0 et 800 m par la culture du cacaoyer, entre 800 et 1200 m par la culture du caféier et entre 1200 et 1600 m par celle du quinquina. Il ne subsiste que quelques lambeaux de forêt vierge sur les sommets les plus élevés, les flancs les plus raides et sur le massif du Caboumbé au sud de l'île de São Tomé (Derron, 1977).

Matériel et méthodes

Les recherches sur le terrain se sont déroulées au début juillet 1988 et en janvier 1990. Tous les chemins accessibles en véhicule à quatre roues motrices ont été sillonnés jusque dans les villages les plus reculés. Mais des zones importantes n'ont pu être visitées, particulièrement au sud des deux îles; les ponts vétustes ne sont plus entretenus et rendent la marche obligatoire si l'on veut s'enfoncer à l'intérieur de l'île (fig. 1).

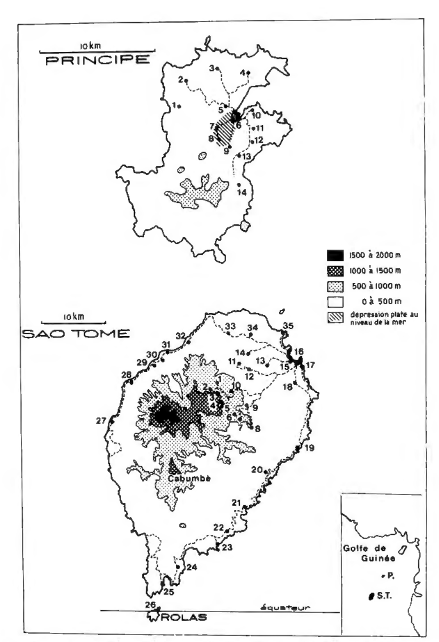


Fig. 1. — Situation géographique et isohypses des îles de São Tomé et Principe; les routes inaccessibles n'ont pas été tracées; les localités visitées sont indiquées par un numéro et lorsqu'il y a eu capture de spécimens, le nom du village est indiqué ci-dessous en italiques.

Localités de São Tomé: (1) *Bemposta*; (2) Claudina; (3) São Carlos; (4) *Nova Moca*; (5) São Nicolau; (6) Santo Adelaide; (7) *Java*; (8) *San Januario*; (9) *Milagrosa*; (10) *Monte Cafe*; (11) Boa Nova; (12) Madalena; (13) *Santo André*; (14) Boa Antrada; (15) *San Antonio*; (16) *São Tomé*; (17) *Ponta Mina*; (18) *Bombom*; (19) Agua Izé; (20) *Colonia Açoreana*; (21) Santa Cruz; (22) Dona Augusta; (23) Ribeira Peixe; (24) Monte Mario; (25) Porto Alegre; (26) Rolas; (27) *Santa Catarina*; (28) *Diogo Vaz*; (29) Monte Forte; (30) Ponta Figo; (31) Neves; (32) *Ribeira Funda*; (33) Guadaloupe; (34) *Agua Casada*; (35) Praia Gamboa.

Localités de Principe: (1) Ponto do Sol; (2) *Sundi*; (3) *Santa Rita*; (4) Paciencia; (5) Gaspar; (6) *Santo Antonio*; (7) San Mateus; (8) Porto Real; (9) *Bela Vista*; (10) San Joao; (11) *Santo Cristo*; (12) *Nova Estrella*; (13) Terreiro Velho; (14) Ribeira fria.

Les cris nuptiaux ont été enregistrés à l'aide d'un magnétophone Uher 4000, soit sur le terrain (*Ptychadena*, *Phrynobatrachus*), soit en captivité lorsque les mâles capturés chantent le soir dans les sacs en matière plastique (*Nesionixalus*). Tous les cris ont été analysés à l'oreille, au ralenti, et seulement quelques sonagrammes ont été préparés.

Les caryotypes ont été réalisés au laboratoire de génétique de Genève, immédiatement après mon retour avec les espèces des genres *Leptopelis*, *Phrynobatrachus* et *Ptychadena* qui ne mangent pas en captivité. Les caryotypes de *Nesionixalus* ont pu être préparés plus tard, les spécimens s'étant maintenus convenablement trois mois en captivité, se nourrissant de teignes adultes.

Les préparations chromosomiques ont été faites sur les adultes. Une solution de colchicine à 0,5 ou 0,8 % a été injectée dans le péritoine de l'animal en quantité variable selon sa taille: 0,1 à 0,3 ml pour *Nesionixalus molleri* et *Phrynobatrachus*; 0,5 ml pour *Nesionixalus thomensis*; 1 ml pour *Leptopelis* et *Ptychadena*. L'animal a été tué 4 h après l'injection. La rate et la bordure du foie ont été prélevées, et la préparation des chromosomes a été faite selon la méthode décrite par Tymowska (1976). Le nombre de caryotypes réalisés est de 4 pour *Leptopelis*, 5 pour *Phrynobatrachus*, 6 pour *Ptychadena*, 12 pour *N. molleri* et 7 pour *N. thomensis*.

La structure acoustique des vocalisations est comparée à celle des autres Amphibiens: un cri peut être constitué uniquement d'une note, nommée aussi unité impulsionnelle par Amiet (1980); un cri est appelé trille lorsqu'il compte plusieurs notes rapprochées, parfois en un si grand nombre qu'il forme alors une roulade.

Les 184 spécimens de Gymnophiones et les 344 spécimens adultes d'Anoures qui ont été récoltés sont conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (MHNG).

Résultats

Ordre **GYMNOPHIONA** Rafinesque-Schmaltz, 1814

Genre Schistometopum Parker, 1941

L'existence de deux espèces est encore discutée; actuellement les travaux mentionnent *Schistometopum thomense* et *Schistometopum ephele*.

Schistometopum thomense *(Bocage, 1873)*

Cette espèce fut décrite comme *Dermophis thomensis* par Bocage (1873), puis comme *Dermophis brevirostris* par Peters (1874), puis nommée *Siphonops brevirostris* par Peters (1880) et finalement *Schistometopum brevirostre* par Parker (1941). Le spécimen-type de *D. brevirostris* n'existe plus, et les différences mentionnées par Taylor (1968) entre *S. brevirostre* et *thomense* sont douteuses. Il s'agit donc probablement d'une seule espèce, *Schistometopum thomense* (Nussbaum, communication personnelle; Schätti & Loumont, sous presse).

Localités de capture: 174 spécimens récoltés uniquement à São Tomé: Santa Catarina (MHNG 2472.81 à 84); Ribeira Funda (MHNG 2472.73 à 80); Diogo Vaz (MHNG

2472.100); Bemposta (MHNG 2471.16 à 100; MHNG 2472.01 à 72); Nova Moca (MHNG 2472.87 à 88); Santo André (MHNG 2472.85 à 86).

Schistometopum ephele *(Taylor, 1964)*

Décrite par TAYLOR (1964), l'espèce porte de petites taches brunes sur le corps, magnifiquement orange comme *S. thomense*. Il est possible que *S. ephele* et *S. thomense* soient synonymes (NUSSBAUM, communication personnelle).

Localités de capture: 10 spécimens récoltés uniquement à São Tomé: Santo André (MHNG 2472.89); San Januario (MHNG 2472.97); Java (MHNG 2472.90 à 96); Colonia Açoreana (MHNG 2472.98 et 99).

Biotope et distribution des espèces

Le genre *Schistometopum* est très courant à São Tomé, rare, sinon peut-être disparu, sur l'îlot de Rolas, totalement absent de Principe. *S. thomense* abonde dans la terre à 10-20 cm de profondeur, autour des champs, sous la litière des cacaoyers, à une altitude de 0 à 700 m au moins. *S. ephele* est moins courant.

Je n'ai trouvé aucune de ces deux espèces à Rolas, malgré plusieurs heures de piochage, de nuit comme de jour, à divers endroits de l'île et dans diverses niches écologiques: vieux tas de feuilles de palmier, de bananier, de noix de coco, en pleine terre... Depuis des années les habitants n'en trouvent plus non plus. Faut-il imputer leur disparition aux énormes crabes qui pullulent sur l'îlot, creusant de profonds terriers?

Ordre **ANURA** Rafinesque, 1815

Genre PHRYNOBATRACHUS Günther, 1862

Phrynobatrachus dispar (Peters, 1870)

Distribution de l'espèce et biotope

Cent-quatre-vingt-neuf spécimens ont été récoltés à São Tomé: Monte Café (18 ♂: MHNG 2462.51 à 68); Java (31 ♀ et 89 ♂: MHNG 2462.69 à 83; 2490.12 à 100; 2491.01 à 17); ville de São Tomé (26 ♀ et 8 ♂: MHNG 2491.18 à 52); Bemposta (4 ♀ et 9 ♂: MHNG 2491.53 à 65); Colonia Açoreana (4 ♂: MHNG 2491.70 à 74).

Vingt-huit spécimens ont été récoltés à Principe: Santa Rita (1 ♀ et 5 ♂: MHNG 2490.06 à 11); Santo Cristo (1 ♀ et 2 ♂: MHNG 2489.94 à 96); Nova Estrella (1 ♀ et 4 ♂: MHNG 2495.27 à 31); Ponte Forte et Gaspar (5 ♀ et 4 ♂: MHNG 2489.97 à 100; 2490.01 à 05); Sundi (5 ♂: MHNG 2489.88 à 92).

Sur l'îlot de Rolas, aucun spécimen n'a pu être capturé, mais l'espèce est présente. Les chants nocturnes des mâles ne les localisent que dans la prairie humide s'étendant derrière les quelques maisons coloniales, à l'écart de la bananeraie et des crabes.

L'espèce est abondante sur les trois îles. Les animaux se cachent dans les creux des murs et des pierres, sous les plantes courtes tapissant le sol, dans n'importe quel trou d'eau, vide ou plein, et même dans les maisons en bois.

Nom de l'espèce et caractères morphologiques

Aucun de mes spécimens ne porte un éperon suprapalpébral. Cette absence flagrante prouve que cette espèce de *Phrynobatrachus* insulaire n'est pas *P. calcaratus* (Peters, 1863; Perret, 1988 b). Cette dernière espèce, mentionnée sur ces îles par Peters (1863), Greef (1884), Bocage (1886, 1905) et Guibé & Lamotte (1963), n'existe donc en réalité que sur le continent africain.

Manaças (1958) et surtout Boulenger (1906 a) donnent une description précise et fournie d'*Arthroleptis feae* Boulenger, 1906. Tous les caractères de cette espèce s'appliquent à mes spécimens sauf un détail: l'extrémité des doigts n'est pas dilatée. La description originale de *Phrynobatrachus dispar* (Peters, 1870), bien que très insuffisante, a primé dans le choix de la nomenclature taxinomique en raison de son antériorité vis-à-vis de *P. feae*. Malheureusement la description de *P. dispar* mentionne deux caractères inexistants chez *P. feae*: tympan visible et distances différentes entre tubercules tarsiens. Mais, à l'étude, ces caractères ne se révéleront pas discriminants:

(1) Le tympan est invisible chez *P. feae* et mes spécimens. Il est visible mais peu marqué chez *P. dispar* (Peters, 1870).

(2) Les distances entre tubercule tarsien, tubercule métatarsien interne et externe sont mentionnées comme différentes entre *P. feae* et *P. dispar*. Mais de multiples mesures sur des adultes, des juvéniles et sur les deux membres d'un seul spécimen, pour une même espèce, révèlent que ce caractère n'est pas constant (Schätti & Loumont, sous presse).

P. dispar et *P. feae* sont donc probablement synonymes.

Le dimorphisme sexuel porte sur le pouce qui est très gros chez le mâle, sur sa poche vocale très pigmentée et évidemment sur la taille: 23 ♀: m = 21 mm (extrêmes: 16-25); 13 ♂: m = 17.5 mm (extrêmes: 15-18).

Cris nuptiaux

Les appels peuvent être comparés à des bourdonnements nasillards à tonalité plutôt grave. Le cri normal est un long trille d'une durée de plusieurs minutes dans la nature. Il est bien plus court lorsque l'animal est en captivité; sa durée moyenne est alors de 3 secondes, et il compte 168 notes émises au rythme de 3660 notes par minute. Ce nombre reste constant quelle que soit la durée du cri (Tableau I). Les sonagrammes présentés ont été choisis parmi les cris les plus courts pour des raisons matérielles.

Parfois les trilles sont extrêmement courts et si rapprochés que l'impression auditive rappelle un "jacassement". Ces cris n'ont que 23 notes et durent 0,42 s. Ce type de cri est probablement dû à la captivité.

Quels que soit la localité de provenance des spécimens analysés et le type de cri émi (trille normal et jacassement), les vocalisations se terminent souvent par 1 ou 2 notes distinctes et claquantes. La fin du trille et ces deux notes sont bien visibles sur le sonagramme de la figure 2. La fréquence dominante, à 4,5 kHz, est relativement élevée et les harmoniques sont absents.

Des vocalisations toutes similaires ont été enregistrées à Rolas, Principe (Gaspar et

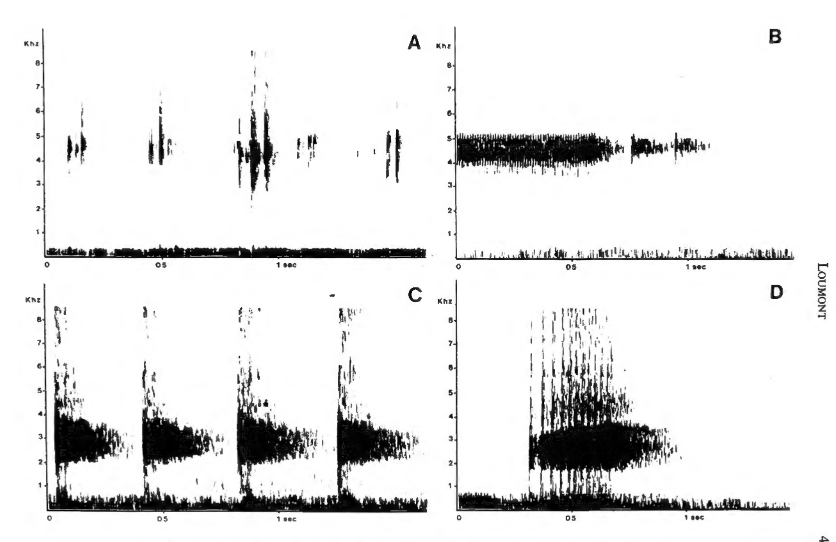


Fig. 2. – Sonagrammes des espèces suivantes: *Ptychadena newtoni* (A), *Phrynobatrachus dispar* (B), *Nesionixalus thomensis* (C) et *Nesionixalus molleri* (D).

Tableau I. – Caractéristiques physiques des cris nuptiaux des mâles de quatre espèces de São Tomé et Principe.

Analyses par sonagrammes (sona); analyses "à l'oreille" (a.o).

Les mâles de *P. newtoni* proviennent de San Antonio, ceux de *N. thomensis* de Java, ceux de *N. molleri* de Java et Colonia Açoreana. Les mâles de *P. dispar* proviennent de Ponta Mina, Bemposta, Java, Colonia Açoreana (*) ou seulement de Java et Colonia Açoreana (**).

	Nombre de cris analysés	Durée de 1 cri/s $\bar{X} \pm \sigma$	Valeurs extrêmes	Nombre de notes/cri $\bar{X} \pm \sigma$	Valeurs extrêmes	Nombre de notes/mn	Fréquence dominante (en kHz)
Ptychadena newtoni	30 (sona)	0,08 ± 0,03	(0,04-0,17)	2,3 ± 0,6	(1-4)	1846	4 à 4,5
Phrynobatrachus dispar	Cris normaux						
	21 (a.o.)*	2,8 ± 1,3	(0,2-4,5)	168 ± 107	(14-770)	3660	–
	6 (sona)**	1,2 ± 0,4	(0,5-1,8)	82 ± 48	(34-138)	3265	5
	« Jacassements »						
	8 (sona)**	0,42 ± 0,1	(0,18-0,72)	23 ± 2	(9-35)	4167	4,5
Nesionixalus thomensis	66 (a.o.)	instantané		1		153	–
	5 (a.o.)	"		3		133	–
	38 (a.o.)	"		4		166	–
	7 (sona)	"		1		176	2 à 3,5
Nesionixalus molleri	52 (a.o.)	0,30 ± 0,12	(0,07-0,5)	11 ± 3,1	(7-16)	2180	–
	7 (sona)	0,32 ± 0,07	(0,24-0,4)	10,8 ± 2,4	(9-13)	2035	2 et 3

San Antonio) et São Tomé (Ponta Mina, Colonia Açoreana, Bemposta et Java). L'espèce continentale *P. calcaratus* émet aussi un bourdonnement nasillard mais le trille est bien plus court et plus aigu, et sa fréquence dominante est de 5,4 kHz (enregistrements inédits de J.-L. Amiet; Schiøtz, 1964).

Caryotype

Le genre *Phrynobatrachus* offre trois nombres chromosomiques différents: 16, 18 et 20 chromosomes (Bogart & Tandy, 1981). Chacune des espèces observées a un caryotype bien distinct.

Phrynobatrachus dispar a 16 chromosomes, tous métacentriques, ce qui donne peu d'indications sur la lignée évolutive de l'espèce (Tableau II; fig. 3 et 4).

Concernant la longueur des chromosomes et la position des centromères, le caryotype de *P. dispar* est semblable à celui de *P. calcaratus*, excepté le chromosome 5 bien plus long chez *P. dispar*. Par contre le caryotype de *P. dispar* est fort différent de celui de *P. gutturosus* (Chabanaud, 1921) et de *P. accraensis* (Ahl, 1923) qui sont, avec *P. calcaratus*, les trois espèces continentales les plus proches par leur répartition de São Tomé. Le caryotype de *P. cornutus* (Boulenger, 1906), espèce très répandue sur le pourtour du Golfe de Guinée, est malheureusement inconnu.

A

B

C

D

Fig. 3 — Caryotypes des espèces suivantes *Leptopelis palmatus* (A), *Ptychadena newtoni* (B), *Phrynobatrachus dispar* (C) et *Nesionixalus molleri* (D).

Tableau II. — Analyse comparative des génomes haploïdes des espèces *Leptopelis palmatus*, *Ptychadena newtoni*, *Phrynobatrachus dispar*, *Nesionixalus molleri* et *N. thomensis*.

% longueur: pourcentage de la longueur du chromosome par rapport à la longueur totale du génome haploïde.

Ratio: position du centromère; longueur du long bras du chromosome par rapport à la longueur du petit bras.

Index: position du centromère; longueur du petit bras du chromosome par rapport à la longueur totale du chromosome.

Type: type du chromosome déterminé par le ratio (BOGART & TANDY, 1981).

Nombre de mitoses et origine des spécimens (MHNG): *Leptopelis palmatus*: 2 mitoses (♀ 2491.77 et ♀ 2491.78, San Antonio); *Ptychadena newtoni*: 2 mitoses (♂ 2489.41 et ♀ 2489.43, Ponta Mina); *Phrynobatrachus dispar*; 3 mitoses (♀ 2462.51 et 44, Nova Estrella; ♀ 2462.72 Java); *Nesionixalus thomensis*: 2 mitoses (♀ 2492.81 et 82, Java), *Nesionixalus molleri*. 2 mitoses (♂ 2492.13 et 2491.84, Java).

		Chromosome											
Espèce	Indice	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	% longueur	15,20	12,47	12,04	11,40	9,30	9,08	6,33	6,13	6,13	5,60	3,16	3,16
Leptopelis	Ratio	1,32	1,95	4,7	3,5	1,75	1,38	1,0	1,63	1,63	1,65	14	14
palmatus	Index	0,43	0,33	0,17	0,22	0,36	0,41	0,5	0,38	0,37	0,37	0,6	0,6
	Type	m	sm	st	st	sm	m	m	m	m	m	t	t
	% longueur	13,20	10,82	11,01	10,26	8,82	8,35	7,92	6,45	6,45	5,86	5,58	5,28
Ptychadena	Ratio	1,25	1,17	1,34	1,50	1,14	1,37	1,25	1,75	1,2	1,5	1,0	1,25
newtoni	Index	0,44	0,45	0,42	0,40	0,46	0,42	0,44	0,36	0,45	0,40	0,47	0,44
	Type	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m
	% longueur	16,84	14,44	13,81	13,08	12,65	10,22	9,66	9,30				
Phrynobatrachus	Ratio	1,26	1,32	1,32	1,0	1,48	1,25	1,16	1,22				
dispar	Index	0,43	0,42	0,42	0,44	0,41	0,44	0,45	0,45				
	Type	m	m	m	m	m	m	m	m				
	% longueur	13,70	11,12	10,91	10,91	9,03	7,64	7,10	6,90	6,46	5,83	5,30	5,10
Nesionixalus	Ratio	1,30	2,90	2,47	2,03	1,57	1,20	1,15	1,03	1,10	1,10	1,17	1,0
molleri	Index	0,43	0,25	0,29	0,32	0,39	0,45	0,46	0,49	0,47	0,47	0,45	0,50
	Type	m	sm	sm	sm	m	m	m	m	m	m	m	m
	% longueur	14,40	12,45	11,10	8,75	8,25	8,25	7,74	7,07	6,06	6,22	5,05	4,37
Nesionixalus	Ratio	1,26	2,08	3,12	1,60	2,77	1,33	1,09	0,90	1,25	1,17	1,14	1,16
thomensis	Index	0,44	0,32	0,24	0,38	0,26	0,42	0,47	0,52	0,44	0,46	0,46	0,46
	Type	m	sm	sm	m	sm	m	m	m	m	m	m	m

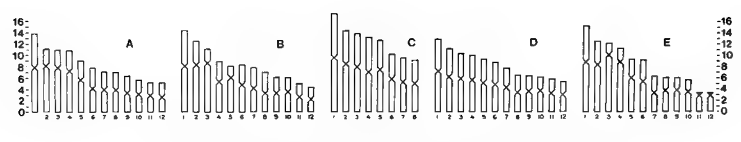


Fig 4. — Idiogrammes des espèces suivantes : *Nesionixalus molleri* (A), *Nesionixalus thomensis* (B), *Phrynobatrachus dispar* (C), *Ptychadena newtoni* (D), *Leptopelis palmatus* (E) Valeurs tirées du Tableau II

Genre Ptychadena Boulenger, 1917

Ptychadena newtoni (Bocage, 1886)

Distribution de l'espèce et biotope

Quatorze spécimens uniquement ont été récoltés à São Tomé: Ponta Mina et Bombom (3 ♀: MHNG 2489.43, 44, 47; 3 ♂: MHNG 2489.41, 45, 46); Santo André et Mosquito (1 ♀: MHNG 2489.42; 1 ♂: MHNG 2489.50); Agua Casada (1 ♀: MHNG 2489.40); ville de São Tomé et faubourg San Antonio (1 ♀: MHNG 2489.54; 2 ♂: MHNG 2489.52, 53); Diogo Vaz (2 ♀: MHNG 2489.49, 51; 1 ♂: MHNG 2489.48).

Cette espèce est endémique de l'île de São Tomé, dans les plaines aux alentours de la capitale: roselières de l'aéroport et des faubourgs de São Tomé, bananeraies et cultures près des petits cours d'eau.

Caractères morphologiques spécifiques

L'espèce a été décrite par Bocage (1886) comme *Rana newtoni*. Le type en a disparu (Frost, 1985), mais Bedriaga (1892) et surtout Bocage (1867, 1886) en donnent une description précise et fournie. Toutes leurs observations s'appliquent à mes spécimens sauf deux détails: l'espace interorbitaire n'est pas plus étroit que la paupière supérieure, et les bourrelets autour du tympan sont peu nets.

La palmure pédieuse de *P. newtoni* est aussi développée que celle de *P. oxyrhynchus* (Smith, 1849), mais sa similitude avec *P. anchietae* (Bocage, 1867) est manifeste.

P. newtoni et *P. anchietae* ont en commun les caractères suivants: face dorsale gris beige ou verdâtre, parsemée de petites taches plus ou moins nettes; face ventrale lisse et blanc jaunâtre; un seul tubercule sur le métatarse, bord interne; tympan net, égal aux 2/3 du diamètre de l'œil; tache noire en V entre les orbites, dorsalement; bande latérale noire, s'étirant de la narine à l'œil jusqu'au tympan. Néanmoins ces deux espèces se distinguent par les caractères suivants:

(1) La taille: *P. newtoni* est une grande grenouille: 8 ♀: m = 61 mm (extrêmes: 53-76); 7 ♂: m = 54,6 mm (extrêmes: 51-58). *P. anchietae* est nettement plus petite: 7 ♀: m = 53 mm; 7 ♂: m = 48 mm.

(2) Les plis longitudinaux dorsaux, dont le nombre et la disposition sont spécifiques chez *Ptychadena* (Perret, sous presse): ils sont au nombre de 6 chez *P. newtoni*, saillants mais discontinus. Quatre sont nets, les plis post-palpébraux et médians; les deux plis externes existent mais sont souvent réduits (fig. 5). Les plis longitudinaux dorsaux sont plus nombreux chez *P. anchietae* (8 plis par exemple chez les spécimens du Kenya).

(3) Le dos est granuleux chez *P. newtoni*, lisse chez l'autre espèce.

(4) La face postérieure des cuisses est différente: noir ou vert sombre pointillé de blanc chez *P. newtoni*, brun ou rougeâtre avec de longues vermiculations jaunes chez *P. anchietae* (fig. 6). De plus, la face interne des cuisses est tachetée chez *P. newtoni*, immaculée chez l'autre espèce.

(5) Enfin les cris nuptiaux sont totalement différents.

Cris nuptiaux

Les vocalisations d'un grand nombre d'espèces de *Ptychadena* sont connues (SCHIØTZ, 1964; AMIET, 1974; PASSMORE & CARRUTHERS, 1979). La plupart des espèces émettent des trilles longs et nasillards, graves ou très aigus. Mais chez quelques espèces, le trille peut être extrêmement court et se réduit à un son bref.

Le chant des mâles de *P. newtoni* donne l'impression d'un cliquetis métallique continu, peu bruyant chez un individu, mais très sonore en chœur. Chaque cri dure 0,08 s et comprend 2 ou 3 notes émises au rythme de 1846 notes par minute. Les cris d'une même série sont séparés par un intervalle de 0,6 s environ (moins sur le sonagramme de la fig. 2).

Une similitude acoustique existe chez *P. schubotzi* (Sternfeld, 1917) qui émet aussi un cliquetis aigu résultant d'une succession de deux notes rapprochées (enregistrements inédits de J.-L. AMIET; SCHIØTZ, 1964). Par contre les vocalisations sont très différentes entre *P. newtoni* et *P. oxyrhynchus* (enregistrements inédits de J.-L. AMIET; SCHIØTZ, 1964), et *P. anchietae* dont les trilles sont longs et très aigus (PASSMORE & CARRUTHERS, 1979).

Caryotypes

P. newtoni s'inscrit parfaitement dans le groupe des *Ptychadena* analysées par BOGART & TANDY (1981). Son caryotype a 24 chromosomes et il est très similaire à ceux des autres espèces de *Ptychadena* (Tableau II; fig. 3 et 4).

Le caryotype révèle une autre différence entre *P. newtoni* et *P. anchietae*: tous les chromosomes de *P. newtoni* sont métacentriques, alors que *P. anchietae* présente un subtélocentrique (5) et un submétacentrique (10).

Genre LEPTOPELIS Günther, 1859

Leptopelis palmatus (Peters, 1868)

Distribution de l'espèce et biotope

Huit femelles ont été récoltées, uniquement à Principe: San Antonio, Bela Vista et Sundi (voir le Tableau III).

Cette espèce est donc strictement endémique de Principe. Elle abonde dans les plaines basses entourant la capitale et monte sur les plateaux environnants jusqu'à 300 m.

La femelle grimpe facilement aux arbres, particulièrement les bananiers, au voisinage des cours d'eau.

Caractères morphologiques spécifiques

L'espèce fut décrite par PETERS (1868) comme *Hylambates palmatus*. En révisant le statut du complexe de *Leptopelis rufus-palmatus*, PERRET (1973) a confirmé l'existence de deux espèces distinctes, *L. rufus* Reichenow, 1874 étant limité aux forêts du Cameroun et du Gabon.

Tableau III. — Quelques mensurations comparatives significatives (en mm) entre l'holotype (ZMB 6067, île de Principe) et huit femelles *Leptopelis palmatus* de Principe.

Les mensurations de l'holotype sont empruntées à Perret (1973).

Mes mensurations sont prises des deux côtés du corps (gauche/droit).

	♀ holotype	Localité d'origine							
		San Antonio			Sundi			Bela Vista	
N° MHNG: 2491.	—	78	77	76	80	79	81	83	82
Longueur corps	81	100	85	97	87	95	92	102	110
Largeur tibia	9,5	8,5/9	7,5/8	8/9	7,5/8	8,5/9	7,5/7,5	7,5/9	7/9,5
Distance œil-narine	8	9/9	8/8	8/8	8/8	7,5/8	8/8,5	10/10	9,5/10
Diamètre tympan	5	4,5/5	5/4,5	5/4,5	4/4	5/5	4,5/4	4,5/4	5/5,5
Longueur choane	3,5	3	3	3	3/2	3/3	3,1/3	3/2,5	3/2
Distance entre les dents vomériennes	0,1	1	0,5	0,5	1,5	1,2	1	1,4	0,4

Le dernier spécimen existant étant l'holotype conservé au Musée de Berlin (ZMB 6067), et les travaux de Manaças (1958) apportant peu d'indications supplémentaires sur cette espèce, la récolte de ces spécimens était d'importance.

La description de l'holotype faite par Perret (1973) concorde avec celle de mes exemplaires:

(1) le pli tarso-métatarsien est en continuité avec la frange de la palmure externe du 5ème orteil, et va jusqu'au talon;

(2) le pli métacarpien se poursuit sous l'avant-bras jusqu'au coude;

(3) les tubercules sous-articulaires médians et proximaux sont étroits et côniques;

(4) enfin les différences numériques avancées par Perret se confirment (Tableau III). La seule rectification à apporter concerne l'espacement des dents vomériennes: cette distance est de 0,5 à 1,4 mm au lieu de 0,1 mm. Toutefois chez *Leptopelis rufus* cet espacement reste encore plus grand (2 mm).

La face dorsale est le plus souvent très sombre, verte ou noire; elle est parsemée de nombreuses taches claires chez quelques spécimens, lui donnant un aspect marbré (fig. 7). La face ventrale est presque noire mais uniformément recouverte de glandes blanches et rondes qui la rendent rugueuse (fig. 8).

Je n'ai pu ni capturer le mâle ni entendre son chant.

Caryotype

Les dix espèces de *Leptopelis* étudiées par Bogart & Tandy (1981) offrent une grande variété de nombres chromosomiques: 22, 24 et 30 chromosomes. *Leptopelis palmatus* en a 24 (Tableau II; fig. 3 et 4).

Son caryotype est le plus similaire à celui de *Leptopelis rufus*, mais les chromosomes 5 et 7 de *L. palmatus* sont plus petits, et cette espèce a deux chromosomes télocentriques (11 et 12) au lieu d'un seulement chez *L. rufus* (12). Ces deux espèces, morphologiquement très semblables, ont curieusement aussi des caryotypes similaires.

Genre NESIONIXALUS Perret, 1976

L'espèce *Hyperolius concolor* (Hallowell, 1844) est mentionnée par son auteur sur l'île de Principe. La description, peu précise, est basée uniquement sur un spécimen. Cette détermination est certainement une erreur.

Tous les spécimens récoltés sur São Tomé et Principe appartiennent non pas au genre *Hyperolius* mais au genre *Nesionixalus* défini par PERRET (1976, 1988 a) et ayant les caractéristiques suivantes:

(1) grande taille de *Nesionixalus*, de 30 à 47 mm, au lieu de 20 à 35 mm pour *Hyperolius*;

(2) spinosités cornées toujours présentes chez *Nesionixalus*, inexistantes dans l'autre genre excepté *H. castaneus* Ahl, 1931 et *H. discodactylus* Ahl, 1931;

(3) poche vocale inexistante ou réduite à quelques plis, alors qu'elle est volumineuse et garnie de nombreux plis chez *Hyperolius*;

(4) testicules de *Nesionixalus* grands et allongés (de 6 à 8 mm), et petits et globulaires (de 3 à 4 mm) chez l'autre genre;

(5) petit nombre d'ovules chez *Nesionixalus* (entre 40 et 50 selon PERRET, 1976), contre beaucoup plus d'ovules chez *Hyperolius* (entre 100 et 500);

(6) diamètre des ovules grand (de 2 à 2,5 mm) chez *Nesionixalus*, beaucoup plus faible (de 0,8 à 1,5 mm) chez *Hyperolius*.

Deux espèces ont été déterminées: *Nesionixalus thomensis*, l'espèce-type du genre *Nesionixalus*, décrite par BOCAGE (1886) comme *Hyperolius thomensis*, et *Nesionixalus molleri*, décrite par BEDRIAGA (1892) comme *Rappia molleri*.

Nesionixalus thomensis (Bocage, 1886)

Distribution de l'espèce et biotope

Dix-huit spécimens ont été récoltés, uniquement sur l'île de São Tomé: Monte Café, Java, ville de São Tomé et Colonia Açoreana (voir les Tableaux IV et V).

L'espèce n'a pas été trouvée sur Principe mais mes investigations sur le terrain y ont été insuffisantes. Les animaux se cachent sous les feuilles de bananiers, de "Makabo" (*Colocasia esculenta*), dans les creux moussus de vieux murs, près des petits réservoirs d'eau.

Tableau IV. — Longueur des testicules des mâles de *Nexionixalus thomensis*. Trois mâles de Java (MHNG 2495.13 à 19) dont les testicules sont peu nets, ne sont pas mentionnés.

Localité	N° MHNG	Longueur testicules (mm)		Longueur corps (mm)
Monte Café	2462.84	6	5,5	32
	2492.83	2,5	2,6	27
Java	2462 83	1,8	1,4	33
	2462 82	2	1,9	34
	2495.17	1,6	1,8	30
	2495.16	3	3,1	31
	2495 14	4	4	35
	2495 18	2	2,2	32
Colonia Açoreana	2493.22	5,4	6,2	33

Tableau V. — Aspect des ovaires des femelles de *Nesionixalus thomensis*.

Localité	N° MHNG	Aspect des ovaires	Longueur corps (mm)
Monte Café	2462 85	Petits œufs non pigmentés (diamètre 0,36 mm)	36
Java	2492.81	Petits ovaires	40
	2492.82	contenant des œufs minuscules	41
	2495.21	ou petits	39
	2495 20	et non pigmentés	39
São Tomé	2491 86	Environ 60 œufs non pigmentés (diamètre 0,5 mm)	37

Caractères morphologiques spécifiques

Le critère de détermination immédiat de cette espèce est sa face ventrale magnifique, brillamment orangée et tachetée de noir. L'éventail du patron va des fines mouchetures aux énormes taches noires couvrant toute la face ventrale (fig. 9). Pourtant un seul spécimen presque immaculé, tacheté sur les côtés, a été récolté.

Le patron des membres inférieurs est très particulier; ventralement, les jambes ont deux belles bandes noires parallèles se détachant sur fond orange (fig. 10). Dorsalement, les cuisses portent deux plages rouge vif bordées de taches noires (fig. 11 et 12). La face dorsale est uniformément verte ou brun pâle.

L'analyse des testicules et des ovaires donnée dans les Tableaux IV et V révèle que ces spécimens ne sont pas sexuellement mûrs Chez deux mâles, les testicules atteignent bien 6 mm, soit 1/5ème de la longueur du corps, mais les sept autres mâles en ont de plus petits. Les mâles de cette taille sont donc encore subadultes. Les œufs, une cinquantaine, sont minuscules et non pigmentés, ce qui indique que ces femelles mesurant de 36 à 41 mm sont encore subgravides.

L'espèce est de grande taille: 6 ♀: m = 38,6 mm (extrêmes: 36-41); 9 ♂: m = 32 mm (extrêmes: 27-35); l'adulte mature est certainement plus grand.

Les mâles portent des spinosités nettes et nombreuses. Le plus petit (27 mm) n'en a pas encore. Les femelles n'en portent pas. La poche vocale est absente chez sept mâles, marquée d'un petit pli à la base chez quatre mâles.

Cris nuptiaux

La plupart des espèces d'*Hyperolius* émettent un trille formé de deux motifs distincts, un motif initial très rapide suivi d'un deuxième plus lent (SCHIØTZ, 1975). L'ensemble du trille peut être long ou très court selon les espèces.

Les appels de *Nesionixalus thomensis* se limitent à une seule note pouvant être transcrite par un "clack" très sonore. Ces notes sont répétées régulièrement toutes les 2,5 à 3 s (Tableau I), soit à un rythme de 150 notes par minute pour 109 cris.

Parfois, 2, 3 ou 4 claquements sont émis groupés mais à un rythme variable: soit toutes les notes sont régulièrement émises, soit la dernière note est bien séparée et sonore. Ces cris groupés sont lancés à un rythme de 134 cris par minute. Un groupe de 3 cris dure 0,3 s (0,16-0,46), un groupe de 4 cris dure 0,5 s et est illustré par le sonagramme de la figure 2.

Les mâles de Java et de Colonia Açoreana ont fait entendre ces deux types de cris, les claquements isolés et groupés.

Le sonagramme de la figure 2 montre une fréquence fondamentale variant de 2 à 3,5 kHz selon les cris, et une succession d'harmoniques jusqu'à 8 kHz.

Caryotypes

Nesionixalus thomensis, ainsi que toutes les espèces d'*Hyperolius* analysées par BOGART & TANDY (1981), a 24 chromosomes. Chez les deux genres, on note un chromosome 1 très grand et une diminution graduelle de la taille des chromosomes 2 à 12. Cette différence de taille entre le premier et les autres chromosomes n'est pas aussi prononcée que celle observée dans le genre *Afrixalus* Laurent, 1944 et chez les Kassininae Laurent, 1972 (BOGART & TANDY, 1981). Le genre *Nesionixalus* a donc un caryotype très étroitement voisin de celui du genre *Hyperolius* (Tableau II; fig. 4). Une constriction secondaire existe sur le chromosome 6

Nesionixalus molleri (Bedriaga, 1892)

Cette espèce a été récoltée sur l'île de São Tomé par un voyageur naturaliste, Mr. MOLLER. Ces exemplaires, décrits par BEDRIAGA (1892), appartenaient sans aucun doute au genre *Nesionixalus*. Trois caractères distinguent sans ambiguïté ces spécimens de *Nesionixalus thomensis*: petite taille (20 mm), face ventrale blanchâtre et immaculée, et bande brunâtre sur la partie supérieure de la cuisse (spécimens conservés dans l'alcool).

Mes nombreux spécimens correspondant aux critères descriptifs de BEDRIAGA (1892), cette espèce de *Nesionixalus* conserve donc ce nom de *molleri*, type et paratype ayant par ailleurs disparu (FROST, 1985).

Distribution de l'espèce et biotope

Quatre-vingt-cinq spécimens adultes, 8 juvéniles et 13 imagos ont été récoltés sur São Tomé: Monte Café (1 ♂: MHNG 2492.73); ville de São Tomé (2 ♀: MHNG 2491.88 et 2492.6; 35 ♂: MHNG 2491.86, 87, 89 à 100; MHNG 2492.01 à 05 et 07 à 22, 8 juv· MHNG 2492.23 à 31; 9 imagos: MHNG 2492.32 à 40); Java (3 ♀: MHNG 2492.44, 45; 37 ♂: MHNG 2492.46 à 72 et 2495.02 à 12; 4 imagos: MHNG 2495.23 à 26); Colonia Açoreana (2 ♂: MHNG 2492.85, 86); Agua Casada (3 ♂: MHNG 2492.41 à 43); Diogo Vaz (2 ♂: MHNG 2492.74, 75).

Deux spécimens adultes ont été récoltés sur Principe: Sundi (2 ♂: MHNG 2491.84, 85).

Nesionixalus molleri et *N. thomensis* sont sympatriques; en janvier, une majorité de mâles a été récoltée: sont-ils réellement plus nombreux à cette époque ou plus faciles à capturer?

Caractères morphologiques spécifiques des adultes

(1) *N. molleri* se distingue nettement de *N. thomensis* par:

(a) sa face ventrale toujours immaculée, soit entièrement blanche, soit rouge vermillon mais non orange; ces deux colorations existent indistinctement chez les deux sexes (fig. 13 et 14);

(b) sa face interne de la jambe ne portant pas — ou moins nettement — les deux bandes parallèles noires;

(c) la présence d'un éperon au talon de certains spécimens: 1 ♀ (MHNG 2491.88); 8 ♂ (MHNG 2491.87, 95 à 98 et 100B; 2492.50 et 84); 3 juvéniles (MHNG 2492.25, 28 et 30); 4 imagos (MHNG 2462.86); il est impossible de relier ce caractère avec d'autres critères de détermination permettant d'affirmer ou de suspecter l'existence d'un troisième taxon; cet éperon n'a jamais été observé chez *N. thomensis*.

(2) *N. molleri* se distingue encore nettement de *N. thomensis* mais se rapproche d'*Hyperolius* par les caractères suivants:

(a) ses œufs pigmentés, apparemment mûrs, de diamètre 1,5 mm seulement; la femelle est gravide à 31 mm, taille bien inférieure à celle de *N. thomensis*; en janvier, les pontes de *N. molleri* abondent (œufs non fécondés et au stade neurula); des petites masses gélatineuses transparentes contenant assez peu d'œufs sont déposées contre les murs des réservoirs, à faible hauteur au-dessus de l'eau ou à l'intérieur de vieux pneus mouillés;

(b) sa poche vocale volumineuse, parfois énorme, avec de beaux plis à sa base et sur les côtés; cette poche est absente chez les juvéniles de 14 à 22 mm, ou à peine gonflée et sans plis;

(c) sa petite taille adulte: 5 ♀ gravides: m = 32 mm (extrêmes: 31-33); 15 ♂: m = 28 mm (extrêmes: 24-31).

(3) *N. molleri* présente comme *N. thomensis*:

(a) des testicules très grands et allongés, qui peuvent atteindre 6,7 mm;

(b) des œufs en nombre restreint, une trentaine au moins, pigmentés;

(c) des spinosités nettes et nombreuses sur les mâles, même s'ils ont de petits testicules et sont sexuellement immatures;

(d) une face dorsale verte ou brun clair.

(4) Le patron dorsal des cuisses est très voisin chez les deux espèces: bande centrale verte ou brune cernée de taches noires et flanquée de chaque côté de deux plaques rouge vif (fig. 15).

Morphologie particulière des juvéniles

Il est bien connu que les espèces d'*Hyperolius* passent, au cours de leur développement, par des patrons morphologiques différents de celui des adultes (SCHIØTZ, 1975). De même chez *N. molleri*, l'imago et le juvénile portent deux bandes blanches dorsales et latérales qui disparaîtront après un mois (fig. 16). Tous les juvéniles portant ce patron sont des mâles. La seule femelle juvénile (17 mm) n'en portait pas, mais en avait-elle eu plus tôt?

Comment s'installe ce patron? Au début de la régression caudale du têtard, les mélanophores sont encore régulièrement distribués sur le corps. Lorsque la queue est réduite à quelques millimètres, le nombre de mélanophores diminue sur les flancs, ce qui donne naissance à une longue bande claire. Les mélanophores y disparaissent totalement, et la bande prend un aspect blanc très brillant avec les iridiophores. Ces deux bandes latérales partent du museau, passent sous l'œil et s'étirent jusqu'en arrière du dos.

Comment disparaît ce patron? Après avoir porté ce patron un mois, les bandes disparaissent en quelques jours, par envahissement de mélanophores. En même temps peut apparaître la couleur vermillon des cuisses (fig. 17).

Cris nuptiaux

Les appels de *N. molleri* sont très différents de ceux de *N. thomensis*; ils sont formés d'une succession de "crrra" graves et prolongés donnant l'impression de craquements répétés. Les appels sont des trilles d'une durée de 0,3 s et comprennent 11 notes émises à un rythme de 2180 notes par minute (Tableau I). Les notes peuvent être régulièrement émises dans le trille, comme le montre le sonagramme de la figure 2, mais elles peuvent se grouper par 2 ou 3, au hasard à l'intérieur du trille. Les mâles de São Tomé ont lancé les plus courtes vocalisations, d'une durée de 0,1 s seulement et ne comptant que 8 notes.

Le sonagramme de la figure 2 montre une fréquence dominante basse de 2,5 kHz et une succession d'harmoniques montant jusqu'à 8 kHz.

Caryotypes

Nesionixalus molleri a 24 chromosomes et son caryotype est très semblable à celui de *N. thomensis* et d'*Hyperolius* (Tableau II; fig. 3 et 4). Le chromosome 6 a aussi une constriction secondaire.

Discussion

Les Amphibiens de São Tomé et Principe comportent actuellement deux espèces de Gymnophiones et cinq espèces d'Anoures réparties géographiquement comme suit: *Schistometopum thomense* (Bocage, 1873), *Schistometopum ephele* Taylor, 1964, *Ptychadena newtoni* (Bocage, 1886) et *Nesionixalus thomensis* (Bocage, 1886) à São Tomé; *Nesionixalus molleri* (Bedriaga, 1892) à São Tomé et Principe; *Leptopelis palmatus* (Peters, 1868) à Principe; et *Phrynobatrachus dispar* (Peters, 1870) à São Tomé, Principe et Rolas.

Phrynobatrachus calcaratus (Peters, 1863) et *Hyperolius concolor* (Hallowell, 1844), semblent ne pas exister sur ces îles.

Le taux d'endémisme est élevé puisque toutes les espèces et un genre sont spécifiques, soit des deux îles, soit de l'une d'elles.

La répartition écologique se fait selon un étagement vertical et constitue deux zones qui se juxtaposent et parfois s'interpénètrent: en basse altitude (0 à 500 m), on trouve les espèces de plaine des genres *Ptychadena*, *Phrynobatrachus* et *Leptopelis*. En montagne de moyenne altitude (500 à 1000 m), règnent les espèces parasylvicoles (*Nesionixalus*) qui toutefois peuvent descendre jusqu'en plaine.

L'inventaire des Amphibiens dans ces deux zones écologiques relativement habitées de São Tomé et Principe est à présent satisfaisant. Trois autres biotopes n'ont pas, ou à peine, reçu mes investigations sur le terrain. Ce sont, à São Tomé, la savane du nord-est et les forêts de haute altitude couronnant les pics volcaniques entre 1500 et 2000 m, ainsi que, pour les deux îles, les forêts de moyenne altitude quasi inaccessibles et constituant toute la moitié sud. Il est possible qu'une batrachofaune entièrement nouvelle y existe.

La distinction, par Bogart & Tandy (1981), de deux groupes ancestraux parmi les Ranoidea africains se confirme dans l'analyse chromosomique des Amphibiens des îles du Golfe de Guinée (fig. 4). On peut même dire que la différence chromosomique est faible entre les espèces insulaires et certaines espèces continentales morphologiquement semblables; c'est le cas des espèces très proches *Phrynobatrachus dispar* et *Phrynobatrachus calcaratus* (16 chromosomes), *Leptopelis palmatus* et *Leptopelis rufus* (24 chromosomes), de l'espèce *Ptychadena newtoni* parfaitement intégrée dans le genre *Ptychadena* (24 chromosomes) et du genre *Nesionixalus* encore très étroitement voisin du genre *Hyperolius* (24 chromosomes). Il est probable que les espèces *Phrynobatrachus calcaratus* et *Leptopelis rufus* et le genre *Hyperolius* sont à l'origine du peuplement batrachologique de São Tomé et Principe.

L'existence de constrictions secondaires nouvelles et de variations de morphologie des chromosomes ont été évidemment relevées, mais ne sont que des accidents chromosomiques relativement mineurs. Malgré cela, la spéciation s'est effectuée, au niveau morphologique et acoustique, sur ces îles relativement jeunes, probablement formées au tertiaire (Derron, 1977). La différenciation chromosomique étant peu marquée, il est possible que la bifurcation évolutive des Amphibiens de São Tomé et Principe soit récente.

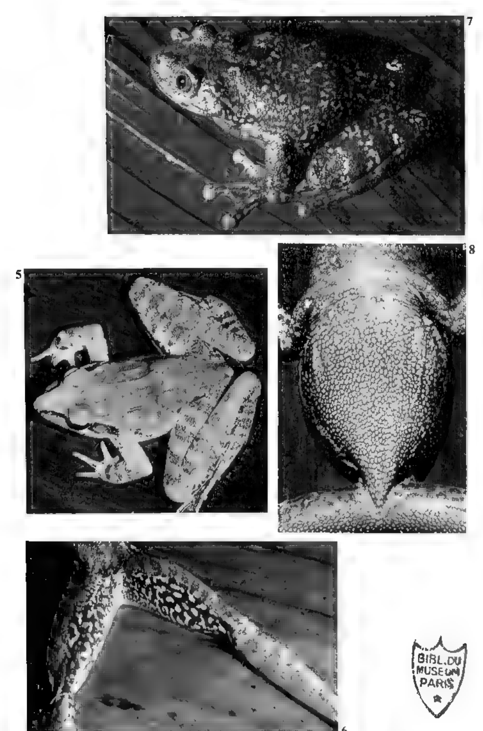


Fig. 5. Face dorsale de *Ptychadena newtoni* montrant les six plis longitudinaux dorsaux
Fig. 6. – Patron des cuisses de *Ptychadena newtoni* face postérieure noire ou vert sombre pointillée de blanc, face interne tachetée.
Fig 7. Face dorsale de *Leptopelis palmatus*, sombre, à l'aspect marbré
Fig. 8. – Face ventrale de *Leptopelis palmatus*, noire et rugueuse.

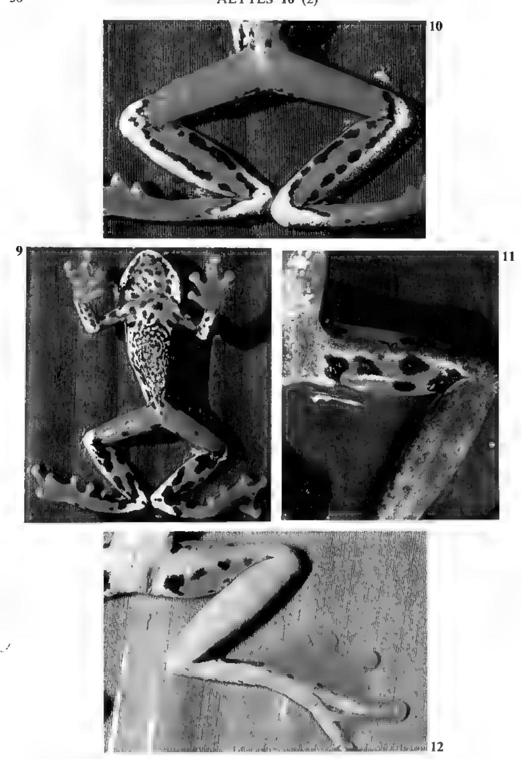


Fig. 9 — Face ventrale de *Nesionixalus thomensis* brillamment orangée et tachetée de noir.
Fig. 10 — Patron ventral des jambes de *Nesionixalus thomensis*, montrant deux bandes noires parallèles se détachant sur fond orange.
Fig. 11 et 12 — Face dorsale de *Nesionixalus thomensis*

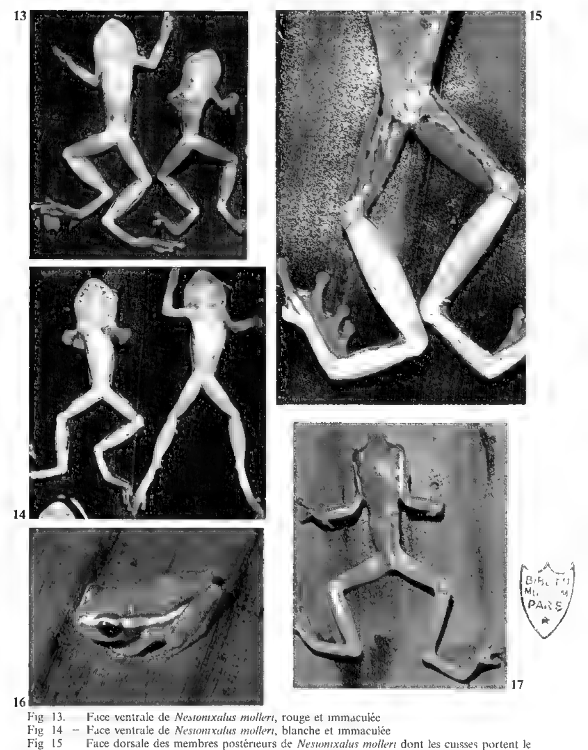


Fig 13. Face ventrale de *Nesionixalus molleri*, rouge et immaculée

Fig 14 – Face ventrale de *Nesionixalus molleri*, blanche et immaculée

Fig 15 Face dorsale des membres postérieurs de *Nesionixalus molleri* dont les cuisses portent le patron *Nesionixalus* deux plages rouges bordées de taches noires.

Fig 16 – Les bandes blanches latérales du juvénile de *Nesionixalus molleri*.

Fig 17. Disparition progressive des bandes blanches du juvenile de *Nesionixalus molleri*, et, conjointement, instauration de la coloration rouge des cuisses de l'adulte

Les travaux d'AMADON (1953) et de MOREAU (1966) sur l'avifaune de Fernando Po, Principe et São Tomé révèlent un peuplement endémique fort comparable à celui des Amphibiens. São Tomé et Principe sont marqués d'un endémisme élevé (30 et 17 % des espèces), chaque île présentant un certain nombre d'espèces et un genre inexistant sur l'autre. Par contre l'endémisme de l'avifaune de Fernando Po est presque seulement confiné au niveau de la sous-espèce. De même sa faune amphibienne, beaucoup plus riche en espèces que celle de São Tomé puisqu'on y compte au moins 31 espèces, est semblable à celle du continent africain auquel l'île a été autrefois rattachée.

Les relations faunistiques entre Fernando Po et les autres îles du Golfe de Guinée sont minces. São Tomé, Principe, comme Annobon, également distantes l'une de l'autre comme du continent africain, ont joui d'un isolement insulaire important, ainsi qu'en témoigne la richesse endémique de leurs avifaunes et de leurs batrachofaunes.

RÉSUMÉ

Deux espèces de Gymnophiones et cinq espèces d'Anoures sont endémiques des îles du Golfe de Guinée. La spéciation s'y est manifestée au niveau morphologique et acoustique, mais, au niveau des caryotypes, la divergence chromosomique est faible entre les espèces insulaires et les espèces continentales africaines morphologiquement semblables.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AHL, A., 1923. — Über neue afrikanische Frösche der Familie Ranidae. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin*, **1923**: 96-106

----- 1931. — Anura III. Polypedatidae. *Das Tierreich*, **55**: i-xvi + 1-477.

AMADON, D., 1953. — Avian systematics and evolution in the Gulf of Guinea. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **100** (3). 401-451.

AMIET, J.-L., 1974. — Voix d'Amphibiens camerounais. IV. Raninae: genres *Ptychadena*, *Hildebrandtia* et *Dicroglossus*. *Ann. Fac. Sci. Cameroun*, **18**: 109-128.

----- 1980. — Révision du genre *Leptodactylodon* Andersson (Amphibia, Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **27**: 69-224

----- 1989. — Quelques aspects de la biologie des Amphibiens Anoures du Cameroun. *Ann. biol.*, **28** (2): 73-135.

BEDRIAGA, J. DE, 1892 — Notes sur Amphibiens et Reptiles. *J. Sci. math. Inst*, (2), **41** (4) 286-291.

BOCAGE, B DU, 1867 - Batraciens nouveaux de l'Afrique occidentale. *Proc. zool. Soc London*, **1867** 843-846.

----- 1873. — Mélanges herpétologiques Sur quelques Reptiles et Batraciens nouveaux, rares ou peu connus d'Afrique occidentale. *J. Acad. Sci. math. phys. nat. Lisboa*, **4** (15): 209-227.

----- 1886. — Reptiles et Batraciens nouveaux de l'île de Thomé. *J. Acad Sci. math. phys. nat. Lisboa*, **11** (42) 11-75

----- 1905. — Contribution à la faune des quatre îles du Golfe de Guinée (île de St. Thomé). *J. Acad. Sci. math. phys. nat. Lisboa*, **3** (26): 65-96.

BOGART, J. P & TANDY, M, 1981 — Chromosomes lineages in African ranoid frogs. *Monit zool. ital.*, (n.s.), suppl. **15**. 55-91.

BOULENGER, G. A., 1906 a. — Report on the Batrachians collected by the late L. Fea in West Africa. *Ann. Mus. St. nat. Genova*, **2**: 157-172.

—— 1906 b. — Description of new Batrachians discovered by Mr. G. L. Bates in South Cameroon *Ann. Mag. nat. Hist.*, (7) **17**: 317-323.

—— 1917. — Sur la conformation des phalangettes chez certaines grenouilles d'Afrique *C. r. Acad. Sci. Paris*, **165**: 987-990

CHABANAUD, P., 1921. — Contribution à l'étude de la faune herpétologique de l'Afrique occidentale. *Bull. Com. Etudes Hist. scient. Afr. occident. franç.*, **4**: 445-472

DERRON, J., 1977. - *Approche écologique de l'entomofaune des cacaoyères de São Tomé (Golfe de Guinée)*. Thèse, Zürich, Ecole Polytechnique Fédérale: 1-98.

DREWES, A., 1984. — A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura): treefrogs of Africa, Madagascar and the Seychelles Islands. *Occ. Pap. Calif Acad Sci.*, **139**: 1-70.

FROST, D. R., 1985. — *Amphibian species of the world*. Lawrence, Kansas, Allen Press & Assoc. Syst. Coll.: 1-732.

GREEFF, R., 1884. — Über die Fauna der Guinea Inseln S. Thome und Rolas *Sber. Ges. beför. Naturwiss.*, **2**: 49-50.

GUIBÉ, J. & LAMOTTE, M., 1963. — La réserve naturelle du Mt. Nimba. Batraciens du genre *Phrynobatrachus*. *Mem Inst. fr. Afr. noire*, **66**: 601-627.

GÜNTHER, A., 1862. — Seventh account of new species; descriptions of new Reptiles and Fishes in the collection of the British Museum. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **1862**: 188-194.

HALLOWELL, E., 1844. — Meeting for business and annual meetings; description of new species of African Reptiles. *Proc. Acad. nat. Sci. Phila.*, **2**: 68.

LAURENT, R. F., 1944. — Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophorides africains. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **38**: 110-138.

—— 1972. — The morphology, systematics and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Copeia*, **1972**: 197-201.

MANAÇAS, S., 1958. — Amfibios e Repteis das ilhas de São Tome e do Principe e do ilhen das Rolas. *Confer. intern. African. occiden.*, **4**: 179-192.

MOREAU, R. E., 1966. — *The bird faunas of Africa and its islands*. London & New-York, Academic Press: 1-424.

PARKER, H. W., 1941. — Zoology, botany and geology. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **37** (7): 17.

PASSMORE, N. I. & CARRUTHERS, V. C., 1979. — *South African frogs*. Johannesburg, Witwatersrand Univ. Press: i-xviii + 1-270.

PERRET, J.-L., 1973. — *Leptopelis palmatus* et *Leptopelis rufus*, deux espèces distinctes. *Ann. Fac Sci. Cameroun*, **15-16**: 81-90.

—— 1976. — Révision des Amphibiens africains et principalement des types, conservés au Musée Bocage de Lisbonne. *Arq. Mus. Boc.*, (2a), 6: 15-34

—— 1981. — Le statut de *Ptychadena schubotzi* (Sternfeld) (Amphibia, Ranidae) *Bull. Soc. neuchât. Sci. nat.*, **104**. 53-57.

—— 1988 a. — Sur quelques genres d'Hyperoliidae (Anura) restés en question. *Bull. Soc. neuchât Sci. nat*, **111**: 35-48

—— 1988 b. — Les espèces de *Phrynobatrachus* (Anura, Ranidae) à éperon palpébral. *Arch. Sci Genève.*, **41** (2): 275-294

—— sous presse. — Description de *Ptychadena ingeri* n. sp. (Anura: Ranidae) du Zaïre. *Arch. Sci. Genève.*

PETERS, W., 1863 — Über neue Batrachier. *Monatsb. Akad. Wiss. Berlin*, **1863**: 445-470.

—— 1868. — Über einige oder wenige bekannte Amphibien und Fische. *Monatsb. Akad. Wiss. Berlin*, **1868**: 448-460.

—— 1870. — Neue Amphibien des königlich zoologischen Museums. *Monatsb. Akad. Wiss. Berlin*, **1870**: 641-652.

—— 1874. — Über neue Amphibien. *Monatsb. Akad. Wiss. Berlin*, **1874**: 616-622.

—— 1880. — Mittheilung über neue oder wenige bekannte Amphibien des Berliner Zoologischen Museums. *Monatsb. Akad. Wiss. Berlin.*, **1880**: 217-224.

REICHENOW, A., 1874. — Eine Sammlung Lurche und Kriechthiere von Westafrika. *Arkiv Naturg.*, **40**: 287-298.

SCHÄTTI, B & LOUMONT, C., sous presse — Ein Beitrag zur Herpetofauna von São Tomé (Golf von Guinea). *Abhandl. Mus. Tierkunde Dresden*, **2**.

SCHIØTZ, A., 1964. — The voices of some West African amphibians *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.*, **127**: 35-83.

----- 1975. — *The treefrogs of Eastern Africa.* Copenhagen, Steenstrupia: 1-232.

SMITH, A., 1849. — *Illustrations of the zoology of South Africa. Reptilia.* London, Smith, Elder & Co.: pl. 1-78, pp. 1-28 (Appendix).

STERNFELD, R., 1917. — Reptilia und Amphibia. *Wiss. Ergebn zweit. deutsch. Zentr. Afr. Exped.*, **1** (Zool.): 405-509.

TAYLOR, E. H., 1965. — New Asiatic an African caecilians with redescription of certain other species. *Univ. Kansas Sci. Bull*, **46** (6): 295-299.

----- 1968. — *The caecilians of the world a taxonomic review.* Lawrence, Univ. Kansas Press: 1-848.

TYMOWSKA, J., 1977. — A comparative analysis of the caryotypes of eight *Xenopus* species and subspecies which possess a 36 chromosome complement. *Cytogenet. Cell Genet.*, **18**: 165-181.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

Alytes, 1992, **10** (3): 63-80.

Sexual size difference in *Triturus* newts: geographical variation in Yugoslav populations

M. L. Kalezić *, J. Crnobrnja **, A. Đorović * & G. Džukić **

* Institute of Zoology, Faculty of Biology, Studentski trg 16, 11000 Beograd, Yugoslavia

** Institute for Biological Research "Siniša Stanković", 29 Novembra 142, 11000 Beograd, Yugoslavia

Our study on the variation of sexual size difference (SSD) in eight morphometric characters expressing over-all size relations, feeding and locomotion abilities was carried out on a considerable number of population samples of *T. vulgaris*, the *T. cristatus* complex and *T. alpestris*. Females of *T. alpestris* were considerably larger than males, and to lesser extent in the *T. cristatus* complex, while in *T. vulgaris* the sexes were about the same size or the males were somewhat the larger sex. The effect of sex differences was more pronounced than population sample effect for most characters. Our analysis of SSD patterns suggests that intersexual difference is a variable condition that is not constrained in its distribution by geographic proximity of analyzed populations, population altitudes and species body size. In the *T. alpestris* populations with facultative paedomorphosis, metamorphic females and males showed much greater size differentiation than paedomorphic ones. We discuss the potential influence of different selective pressures on the extent of SSD in newt species.

Introduction

Differences in external morphology between adult females and males, including such variable features as body size, coloration, glandular development, skin texture, etc., exist in most amphibians (see Duellman & Trueb, 1986). Some of these differences are seasonal (i.e. present during the reproductive period), and some are permanent (e.g. body size). Among urodeles, European newts (*Triturus*, Salamandridae) are the most notable in having pronounced sexual morphological dimorphism especially during breeding seasons (e.g. Halliday, 1975, 1977). Males typically differ greatly from females in having distinctive colour patterns and markings. The adaptive significance of all above mentioned sex differences, except for body size, is mostly clear. However, numerous examples of sexual size difference (SSD), not only in amphibians, raise the question of its adaptive significance where causes for SSD origin and maintenance cannot always be clearly recognized (e.g. Halliday & Verrell, 1986; Greenwood & Adams, 1987).

Sexual size difference of most species of newts and salamanders is not great (Shine, 1979; Duellman & Trueb, 1986). Usually females are somewhat larger than males, or sexes are about the same size in many species. Rarely, males are larger than females. These general statements proved to be valid for European newts too; females are generally larger than males in most of the 12 extant species (e.g. Thorn, 1969; Steward, 1969).

We pursued the investigations reported here to address two main questions. The first deals with the extent of SSD in the smooth newt (*Triturus vulgaris*) and the crested newt (*Triturus cristatus* complex) population samples and its correlations with the geography of populations (e.g. altitude, geographic proximity) and species body size. The second question is how the presence of facultative paedomorphosis influences the extent of SSD in smooth newt and alpine newt (*Triturus alpestris*) populations; in other words, is SSD different in paedomorphic vs. metamorphic individuals of the same population? The last question we want to answer in this study is theoretically the most important one (it is partially and inevitably included in all preceding questions): what evolutionary mechanism is the major architect in body size differentiation between newt sexes? We have no straightforward answer to this question. But, studies based on variation pattern of intersexual differences in morphometric characters expressing overall-size relations, feeding and locomotion abilities, may shed more light upon the problem.

Materials and methods

We have studied sexual size differences in twenty five population samples of the smooth newt, thirty population samples of the crested newt, and six population samples of the alpine newt. Population sample locations of the smooth newt and the crested newt are given in fig. 1 and fig. 2, respectively. (For population sample sizes of females and males, and location altitudes see Appendix A). A total of 571 females and 573 males of the smooth newt, 559 females and 491 males of the crested newt, and 335 females and 293 males of the alpine newt have been subjected to analyses. The average number of analyzed smooth newt females per population sample and its standard error were 22.8 + 3.4, and of males 22.9 + 3.4. The equivalent numbers of the crested newt were 18.63 + 1.54 and 16.37 + 1.13, and of alpine newt 55.8 + 9.4 and 44.8 + 9.9, respectively. We believed that such population samples might represent intrapopulation morphometric diversity of both sexes. However, in scoring characters and their subsequent statistical treatment, we may have dealt with two sources of potential error. The measures of sexual size dimorphism presented here are subject to error because they are estimated from populations with an unknown age structure. We have supposed that the potential error at worst introduced only random "noise" into our analysis, rather than age-dependant bias, because newt growth after the time of first breeding is very slow or in some cases does not exist at all (e.g. Hagstrom, 1980; Glandt, 1981; Verrell & Francillon, 1986; Halliday & Verrell, 1988). The second potential error could be more serious. Specimens used in this study had been preserved in ethanol for varying periods of time before measurement (from 1 to 6 years). Since newts may undergo morphological distortion while in preservation,

which can even generate sexual size difference by itself (preservation in formalin solution for example, VERRELL, 1985), measurement bias might have occurred in our study.

For most of the population samples morphometric characteristics are given elsewhere (for the crested newt see KALEZIĆ & STEVANOVIĆ, 1980; KALEZIĆ et al., 1989 a; for the smooth newt see TUCIĆ & KALEZIĆ, 1984; TUCIĆ et al., 1985; KALEZIĆ et al., 1990; and for the alpine newt see KALEZIĆ et al., 1989 b, 1990). Numbers of the examined population samples of the crested newt and the smooth newt, as well as the distribution of the population localities (fig. 1 and fig. 2), made it possible to represent thoroughly the whole range of these newts in Yugoslavia, including the complexity of intertaxa relations.

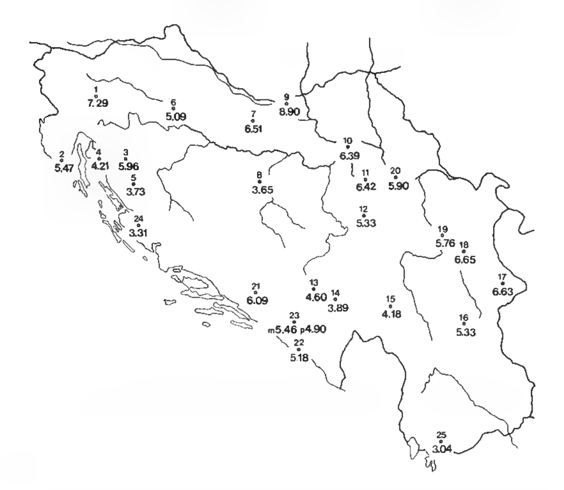


Fig. 1. — Map showing locations of analyzed smooth newt populations and values of Mahalanobis' distance between females and males for 8 morphometric characters. p, paedomorphic newts; m, metamorphic newts.

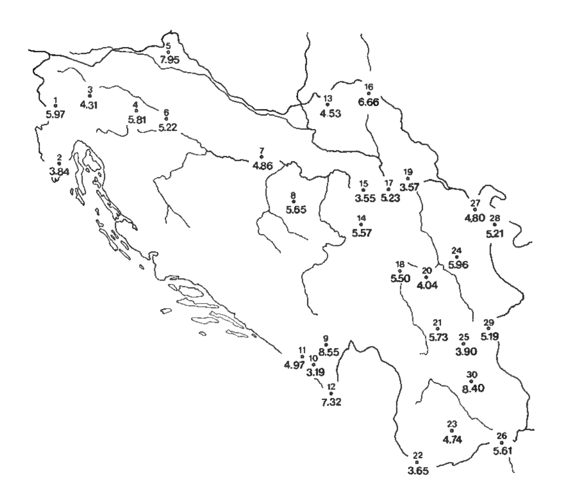


Fig. 2. — Map showing locations of analyzed crested newt populations and values of Mahalanobis' distance between females and males for 8 morphometric characters.

The newt population samples included only mature individuals collected during breeding seasons. Specimens were fixed and stored in 70 % ethanol. To demonstrate the range of morphometric variation in newt sexes, eight measures were taken per specimen. These measures were as follows: L, total length; Lsv, snout-vent length (measured from the snout to the posterior edge of the cloaca basis); Lcd, tail length (measured from the anterior edge of the cloaca basis to the tip of the tail); Ltc, head width; Lc, head length (measured from the snout to the corner of the mouth); Pa, forelimb length; Pp, hindlimb length; D, distance between fore and hind limbs.

The variance in female and male morphometry within (all taxa) and between populations (the crested newt and the smooth newt) was tested by analysis of variance, ANOVA (Sokal & Rohlf, 1981). To test simultaneously for significance between sexes

and the effects of the population to which newts belonged, a two-way ANOVA was done. Since we have unbalanced data sets, for this analysis we used the method described in STEEL & TORRIE (1960). To express the overall intrapopulation differences in the extent of SSD, Mahalanobis' distance between sexes for each population sample was computed using the above character set. We chose that difference measure because it takes into account the correlations between the characters. (In populations with facultative paedomorphosis, Mahalanobis' D values were obtained between females and males in paedomorphic and metamorphic groups separately.) The pattern of geographic variation in the extent of sexual dimorphism of the crested newt and the smooth newt, expressed by Mahalanobis' D values, was analyzed by spatial autocorrelation analysis proposed by SOKAL & ODEN (1978). The Gabriel criterion was used for choosing neighbouring localities (GABRIEL & SOKAL, 1969).

RESULTS

VARIATION WITHIN POPULATIONS

Body size dimorphism was computed as a ratio of average female to average male values for eight morphometric characteristics. In most smooth newt populations analyzed males were larger in size than females, with differences being statistically significant in 44 % of assayed population samples for the total length and in 56 % for the distance between limbs (Table I). Intersex differences appeared to be larger for limb lengths where males had almost invariably statistically significantly longer limbs than females. The same trend existed for tail length; in 76 % of assayed population samples, differences were statistically significant. Head dimensions (width and length) between females and males were not so dissimilar; a consistent pattern of intersex difference was not found. The population sample No. 23 consisted of paedomorphic and metamorphic individuals. Female/male differences within these groups appeared to follow the same trend except for tail length where metamorphic males had significantly longer tails than metamorphic females, while in the paedomorphic part of the population there was no difference in the character.

In the crested newt, the group of morphometric characters expressing overall-size relations (L, Lsv and D) showed that in most cases (77 % for L, 64 % for Lsv and 87 % for D) females appeared to be significantly larger than males of the same population (Table II). The same was found for tail length; in 67 % of population samples females had longer tails than males. The pattern was quite different for limb lengths, especially for the hindlimb; crested newt males were for almost all populations significantly the longer-legged sex.

We have studied intersex morphometric variability in six population samples of the alpine newt. In two populations (Nos. 1 and 6) only metamorphic individuals were found, while in one population (No. 2) only paedomorphic individuals were caught (Table III). The remaining populations had two sub samples — paedomorphic and metamorphic ones. Regardless of paedomorphic-metamorphic population partitioning, the alpine newt females were statistically significantly larger than males for all characters except for limb lengths in the case of some populations.

Table I. — The smooth newt female/male size ratios for 8 morphometric characters for 25 population samples (quotients of mean values), and the significance levels of differences between females and males obtained by F-test. P.n., population number, p, paedomorphic newts; m, metamorphic newts See text for character symbols.

P.n.	L	Lsv	D	Ltc	Lc	Pa	Pp	Lcd
1	1.05*	1.07**	1.10***	1.05*	0.99	0.93**	0.91***	1.01
2	1.01	1.04**	1.09***	1.03*	0.99	0.93***	0.91***	0.93**
3	1.03	1 04*	1 15***	1.06**	1.02	0.93**	0.88***	0.98
4	1.01	1.01	1.07**	1.02	0.97	0.97	0 92**	0.97
5	0.97	1.02	1 08***	1 01	1.01	0.93**	0.90***	0.90**
6	0.99	1.04	1 10**	1.05	0 99	0.89***	0.82***	0.92*
7	0.95**	0.98	1 01	0.97*	0 92***	0.86***	0.78***	0.89***
8	0 95**	1.01	1 05	0.99	0.99	0.89***	0.86***	0 87***
9	0 81***	0.90***	0.88***	0.90***	0.89***	0.77***	0 70***	0.72***
10	0.89***	0.96*	1 01	0.94**	0 95*	0.85***	0.77***	0.80***
11	0 87***	0.94**	0 99	0.95**	0.94**	0.83***	0.79***	0.79***
12	0 93***	0.99	1.00	0.99	0.96**	0.86***	0.83***	0.85***
13	0.99	1.03	1 06	1.03	1 04*	0.93**	0.87***	0.94*
14	0 95*	1.00	1 03*	0.97	0.95*	0.88***	0.84***	0.89***
15	0.97	1.03	1.05*	1.02	0 95**	0.92**	0.90***	0.91***
16	1.00	1.03	1 06**	0.99	0.99	0.92**	0.89***	0.93**
17	0 94**	1.01	1.02	1.02	0.93***	0.85***	0 81***	0 85***
18	1.02	1.02	1.07***	1.03*	1.02	0.86***	0 81***	0.99
19	0.94*	0 98	1.03	1 03	1 00	0.87***	0.81***	0.88***
20	0.91***	0 95**	0.99	1.01	1.00	0.82***	0.83***	0 86***
21	0.98	1.04*	1.17***	1.03	1.01	0.93**	0 86***	0.90***
22	1.01	1.05**	1.07***	1.03	1.00	0.89***	0 87***	0.95
23p	1.05***	1 08***	1.15***	1 09***	0 98**	0.91***	0.91***	1.00
23m	1.01	1 05***	1.07***	1.08***	0 96	0.90***	0.87***	0.96*
24	1.03	1.06***	1.07***	1.05*	1.02	0.98	0 93***	0.98
25	0.92**	0.98	1.05	1 04	0.97	0.84***	0.82***	0.85***

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001

Table II. – The crested newt female/male ratios of 8 morphometric characters for 30 population samples (quotients of mean values), and the significance levels of differences between females and males obtaines by F-test. P n , population number. See text for character symbols.

P.n.	L	Lsv	D	Ltc	Lc	Pa	Pp	Lcd
1	1.05*	1.03	1.07**	0.96	1.01	0.96*	0.90***	1.04
2	1.15***	1.11***	1.18***	1.09***	1.07***	0.98	1.00	1.16***
3	1.14***	1.12***	1.18***	1.14***	1.10***	0.98	0.96	1.12***
4	1.13***	1.11***	1.13***	1.08***	1.05**	0.96	0.93***	1.13***
5	1.08	1.06	1.14**	1.01	1.03	0.94	0.92*	1.05
6	1.11*	1.06*	1.12**	1.04	1.02	0.89***	0.88***	1.07*
7	1.05	1.03	1.08	1.03	0.98	0.85**	0.82***	1.03
8	1.15***	1.08***	1.13***	1.09**	1.05***	0.96*	0.91***	1.20***
9	1.14***	1.09***	1.13***	1.08***	1.03	0.95**	0.95**	1.18***
10	1.12***	1.07*	1.14***	1.06**	1.05	0.90**	0.87**	1.12**
11	0.99	0.99	1.02	0.96	1.02	0.91*	0.89**	0.88***
12	1.14***	1.05	1.06	1.06	1.04	0.97	0.93**	1.18***
13	1.06	1.06	1.09*	1.07	1.03	0.92**	0.89***	1.04
14	1.03	1.05	1.14***	1.00	0.99	0.89***	0.88***	0.97
15	1.06**	1.02	1.07*	1.01	1.02	0.90***	0.87***	1.07*
16	1.22***	1.18***	1.17***	1.19***	1.03	1.08**	1.02	1.25***
17	1.01	1.00	1.05	0.97	0.95*	0.88***	0.84***	0.98
18	1.12***	1.06***	1.11***	1.05*	1.06**	0.92***	0.91***	1.14***
19	1.12***	1.08***	1.11***	1.13***	1.06**	1.00	0.95*	1.11**
20	1.11***	1.06*	1.11***	1.02	1.04	0.96	0.94*	1.15***
21	1.18***	1.10***	1.11***	1.05	1.04	0.98	0.95	1.26***
22	1.04	1.01	1.01	1.02	1.00	0.92**	0.89***	1.05
23	1.07*	1.06**	1.10**	1.09*	1.02	0.98	0.95	1.03
24	1.13***	1.11***	1.18***	1.10***	1.04	0.97	0.92***	1.11***
25	1.25*	1.17	1.22	1.31*	1.32	1.17	1.13**	1.31***
26	1.09**	1.08**	1.14***	1.03	1.03	0.97	0.92**	1.08**
27	1.07***	1.05***	1.08***	1.07**	1.03	0.98	0.94**	1.05*
28	1.16***	1.10**	1.13**	1.13***	1.06	1.00	0.95	1.18***
29	1.14***	1.07*	1.12*	1.08*	1.04	0.96	0.94	1.22***
30	1.09***	1.08**	1.12***	1.01	0.99	0.97	0.92**	1.05

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001

Table III — The alpine newt female/male size relations of 8 morphometric characters for 6 population samples (quotients of mean values), and the significance levels of differences between females and males obtained by F-test. p, paedomorphic newts; m, metamorphic newts Population designation: 1, Zegar; 2, Pajića lokva, 3, Zminičko Lake; 4, Manito Lake; 5, Bukumirsko Lake; 6, Prokoško Lake. See text for character symbols.

	L	Lsv	D	Ltc	Lc	Pa	Pp	Lcd
1	1.10***	1.09***	1.15***	1.04*	1.04*	1.00	0.99	1.09***
2p	1.08***	1.07***	1.14***	1.08***	1.00	1.03*	1.00	1.07***
3p	1.12*	1.13**	1.13*	1.17***	1.10**	1.08*	1.06	1.09*
3m	1.20***	1.19***	1.27***	1.19***	1 11***	1.14***	1.11***	1.18***
4p	1.11***	1.11***	1.29***	1.27***	1 03*	1.08***	1.05**	1.09***
4m	1.18***	1.17***	1.21***	1.15***	1 08***	1.09***	1.07***	1.15***
5p	1 14***	1.12***	1.14***	1.11***	1.07***	1.08***	1.06***	1 14***
5m	1 16***	1.13***	1 15***	1.11***	1.06*	1.07*	1.04	1.18***
6	1.11***	1.10***	1 19***	1.05*	1.02	1.03	1.00	1.10***

*P<0 05, **P<0.01, ***P<0.001

Variation among populations

The two-way analysis of variation was performed on the smooth newt population samples (excluding population No. 23 to avoid introducing the effect of paedomorphic-metamorphic population partitioning on SSD), and on all the crested newt population samples assayed (Tables IV and V, respectively). Effects of sex and population samples appeared to be statistically highly significant for all characters in both species, except for head width (Ltc) and snout-vent length (Lsv) in respect to sex difference in the smooth newt. Interactions of these two factors were somewhat more pronounced in the smooth newt populations. Considering differences between these two factors in the extent of their influence on morphometric diversity, it was found that sex effect was more pronounced than the population sample effect on total length (L), distance between limbs (D), hind-limb length (Pp) and tail length (Lcd) in both species.

The multivariate distance (Mahalanobis' D values) between females and males of the same population varied considerably in the smooth newt (fig. 1) as well as in the crested newt (fig. 2). In both species this measure had approximately the same range: from 3.0 to 8.9 in the smooth newt, and from 3.2 to 8.5 in the crested newt. We did not find statistically significant differences between these two sets of Mahalanobis' D values (one for the smooth newt and other for the crested newt). One-way analysis of variance, performed on logarithmically transformed Mahalanobis' D values, failed to reject the null hypothesis that both species were equal in respect to sex difference in analyzed morphometric characters ($F_{1,54}$ = 0.503). Mahalanobis' D values for the alpine newt population samples ranged from 2.4 to 5.5 (Table VI) The overall intersex differences appeared to be much larger within metamorphic parts of populations with facultative paedomorphosis than within paedomorphic parts.

Table IV. — F-ratio values obtained from two-way analysis of variance (mixed model) for eight morphometric characters of the twenty four smooth newt population samples. A, population sample effect (random factor); B, sex effect (fixed factor). (Total df = 950.)

	Source of variation		
Characters	A	B	A × B
L	4.62***	40.01***	4.16***
Lsv	8.15***	0.82	2.52***
D	4.95***	57.58***	3.77***
Ltc	24.06***	1.25	1.13
Lc	14.23***	12.48***	1.61*
Pa	12.58***	213.79***	1.78*
Pp	7 58***	486.50***	2.93***
Lcd	3.30***	206.74***	5.08***

*P<0 05, ***P<0.001

Table V. — F-ratio values obtained from two-way analysis of variance (mixed model) for eight morphometric characters of thirty crested newt population samples. A, population sample effect (random factor); B, sex effect (fixed factor). (Total df = 1106.)

	Source of variation		
Characters	A	B	A × B
L	11.14***	177.08***	1 60*
Lsv	18 55***	83.97***	1.01
D	20 86***	145.68***	0.80
Ltc	21 68***	30.98***	1.17
Lc	19 07***	19.86***	1.36
Pa	26 43***	16.28***	0.95
Pp	20.55***	66.42***	1.16
Lcd	5.64***	125.77***	2.78***

*P<0.05, **P<0 01, ***P<0.001.

Table VI. — Mahalanobis' D values between females and males in six population samples of the alpine newt. p, number of paedomophic newts; m, number of metamorphic newts; F, females; M, males.

Locality		F	M	D values
Žegar (Bukovica)	m	34	29	4.36
Pajića lokva (Bukovica)	p	50	26	3.77
Zminičko Lake	p	27	10	2.37
	m	12	23	4.96
Manito Lake	p	50	36	2.55
	m	48	50	4 81
Bukumirsko Lake	p	50	50	3.75
	m	14	19	5 36
Prokoško Lake	m	50	50	3.34

Spatial autocorrelation analysis of Mahalanobis' D values for the smooth newt and the crested newt revealed "independence" of the value of each population from neighbouring populations. The observed value for the autocorrelation coefficient was not statistically different from the expected value in both species: $I_{obs} = 0.181$ and $I_{exp} = -0.047$ were values of the Moran's coefficient for the smooth newt, and $I_{obs} = -0.184$ and $I_{exp} = -0.034$ were corresponding values for the crested newt. Plots of Moran's I coefficient as a function of interlocation distance, called correlogram (Sokal & Oden, 1978), showed how autocorrelation coefficients of the smooth newt and crested newt populations, grouped into 100 km distance classes, changed as interpopulation distance increased (fig. 3). Correlograms of the Mahalanobis' D values for these two species appeared to be quite different although none of the I values were significantly different from the expected values. Moran's coefficient was positive for the first distance class in the case of the smooth newt, indicating that the variable scores at adjacent populations were similar, and was most negative for the most distant populations. By contrast, in the case of the crested newt populations, autocorrelation coefficient started with the most negative values, then oscillated between positive and negative values and ended close to zero.

We tested whether the extent of SSD, expressed as Mahalanobis' D values, is correlated with population location altitude for the smooth newt and the crested newt. In both cases Spearman's correlation coefficient was negative and non-significant ($r_s = -0.277$ for the smooth newt population, and $r_s = -0.203$ for the crested newt populations).

Discussion

Sexual size difference in newts

We have collected a large data set on sexual size differences of the *Triturus* species published to date, including our data presented in this paper (Appendix B). (This list is not intended to be all-inclusive.) Only differences in total body lengths are available to date. Females appear to be considerably larger than males, especially in *T. italicus* and *T. alpestris*. In other species, except for *T. vulgaris* and *T. vittatus*, females are larger than males in most cases but to a lesser extent. In most cases, males of the smooth newt appear to be larger in size than females, or sexes are about the same size.

Body size is subject to differentiation by both direct and indirect multiple evolutionary factors such as ecological, physiological, demographic, etc. Their relative importance and complex interaction apparently vary spatially and/or temporally in newts. The absence of significant spatial patterns in sexual size dimorphism in the smooth newt and crested newt, that at least can be detected by autocorrelation analysis, suggests that geographic variation in sexual size differences might be the consequence of population specificity in sex growth rates.

The extent of sexual size difference may be an effect of size. A comparison of related species of some birds (Bjorklund, 1990) and some mammals (Ralls, 1977; Leutenegger & Cheverud, 1985) reveals a trend of increasing sexual size dimorphism with increasing

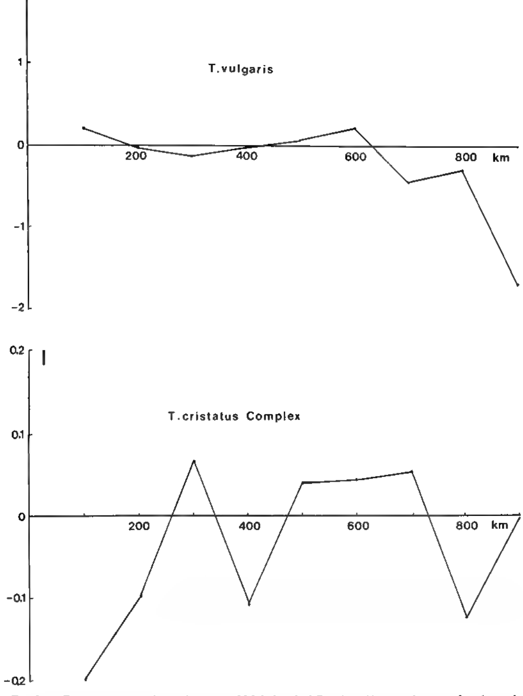


FIG. 3. — Distance-corrected correlograms of Mahalanobis' D values (distance between females and males for 8 morphometric characters) in the smooth newt populations (above) and the crested newt populations (below). The abscissa shows distances in km and the ordinate shows values of autocorrelation coefficients (I).

body size. Does this effect occur in newts? According to overall-size relations, European newts can be grouped into three distinct groups. The *Tristurus cristatus* complex and *T. marmoratus* represent the "bigger" newts. The "smaller" newts belong to so called *Triturus vulgaris* group which includes *T. helveticus*, *T italicus*, *T montandoni*, *T. vittatus* and *T. boscai*, as well as *T. vulgaris*. *Triturus alpestris* is an intermediate sized newt. Data presented in this paper does not confirm the statement that the hypothesis – larger body size the greater SSD – can be extended to newts as well. Bigger newts (crested newt in this analysis) have no more pronounced sexual size difference than small newts (smooth newt). However, due to body mass increasing as a cubic power function of body length, differences between sexes in larger species may also be greater than is apparent from simple body length comparisons.

In the alpine newt populations characterized by facultative paedomorphosis, metamorphic females and males show much greater size differentiation than paedomorphic females and males (Table VI). This is to be expected since paedomorphosis in newts occurs due to reduced rate of morphological development, i.e. retention of some larval characteristics which are free of sexual differentiation. Paedomorphosis has much less influence on sexual size dimorphism in the smooth newt (see fig. 1), which is the species where paedomorphosis is limited to the retention of some gill structures only (Reilly, 1987). The lower level of sexual size dimorphism in the part of population which does not follow the "usual" ontogenetic newt life-history path (path characterized by metamorphosing of larva into an immature individual which remains essentially terrestrial before reaching sexual maturity) adds to other consequences of paedomorphosis, such as female-biased sex ratio (Kalezić et al , 1989 b), depletion of genetic variation (Shaffer & Breden, 1989) and an increase in phenotypic variation (Tucić et al., 1985; Kalezić et al., 1989 b)

Selection and sexual size difference in newts

Traditionally, studies of sexual size dimorphism emphasize sexual selection as a causal factor. The view that body size is subject to a number of selection pressures, of which selection correlated with different ways of determining the reproductive success in the two sexes is one among others, seems now to prevail. In particular, differences in body size between females and males seems to be associated with life-history differences between the sexes (Halliday, 1990). Our study on variation of sexual size difference in morphometric characters expressing over-all size relations, feeding and locomotion abilities of different newt species makes it possible to evaluate the influence of some selective forces on the extent of SSD in newt species.

The "niche variation" hypothesis (Van Valen, 1965) connects maintenance of sexual dimorphism with the reduction of intersexual competition for resource and/or with the ability to get a wider food supply by breeding pairs. This hypothesis predicts that (heritable) morphological variation can be maintained in a population that inhabits a heterogeneous environment if individuals vary in their ability to use different resources and if they can select those which are most suitable. Thus, this means that males and females need to forage in different ways. The only unequivocal evidence for this would be, as Shine

(1989) suggests, "disproportionate dimorphism in trophic structures (e.g. mouth parts)". Sex effect on morphometric characters connected with feeding abilities (head width and length) of the smooth newt is considerably lower than population sample effect (Table IV). Moreover, in the case of the head width it is not significant at all. Though the significance of sex effect on these characters is apparent in the crested newt, intersex differences in head dimensions contribute to species morphometric diversity more or less equally as interpopulation differences do (Table V). Thus, food resource competition is unlikely to be a factor affecting considerably sexual size differences in newts.

Selective advantage to larger body size in females due to higher reproductive success may simply depend on a relationship between body size and fecundity. Positive correlation between these two variables (bigger body size means more occytes in ovaries and larger testes) was confirmed in many urodele species, especially for females (e.g. KAPLAN & SALTHE, 1979), including the smooth newt (VERRELL & FRANCILLON, 1986). A morphometric character, expressing overall-size relations mostly connected with fecundity, is the distance between the legs (character D) which is as long as pleuroperitoneal cavity in which the gonads lie. A sex effect on this character is particularly strong in the crested newt (Table V), and also in the smooth newt (Table IV). It seems to us that newt females experience fairly strong and steady directional selection for large size.

The influence of sexual selection, which results solely from variance in mating success, on size difference in newt species cannot be neglected. Sexual selection can take many forms, involving a complex series of potential interactions between the sexes. Both female and male choice have been observed in urodeles, including *Triturus* newts, and are closely connected with complex olfactory, tactile and visual cues during courtship (for a review see DUELLMAN & TRUEB, 1986). Thus, female newts seem to prefer large males with well-developed epigamic characteristics (higher tail and crest) (HALLIDAY, 1977; MALACARNE & CORTASSA, 1983). Large size of such males is at least indicative by their rapid growth rate which is a good indicator of fitness. Males have been shown to mate preferentially with larger females in the crested newt (MALACARNE, 1984) and in the smooth newt (VERRELL, 1986). In that way males increase their reproductive success as female size is related to the number of yolked oocytes Selection among males, manifested as competition to find and mate with the greatest number of breeding females, may result in morphological adaptation maximizing dominance and mobility, characteristics that are, in general, directly proportional to body size. Morphometric characters closely connected with mobility (limb lengths and tail length) should in that case be more developed in males than in females. This expectation has been confirmed for the smooth newt (Tables I and IV) in particular, i.e. in species in which intermale competition to inseminate females was observed (VERRELL, 1984 a-b). Though competition among these males for access to members of the opposite sex is more subtle than overt aggression, selection for bigger male size in this species might exist.

Any single-factor hypothesis for explaining differences between sexes in body size in newts is too restricting. For example, although selection on clutch size undoubtedly explains why females should be large, it does not explain why males should not be equally large. Sexual size differences in newts may evolve through a combination of the selective pressures outlined above acting together or sequentially rather than acting alone. It also

remains possible that dissimilar evolutionary forces act on each sex, and consequently that their optimum sizes are likely to vary independently. Therefore, sex sizes will not necessarily bear a constant relationship to each other.

Acknowledgements

We have benefited from discussion on the problems outlined in this paper with our colleagues in the Department of Evolutionary Biology (Institute for Biological Research, Beograd). The comments of the anonymous reviewers and the corresponding editor of this paper T. R. Halliday sharpened the focus of this paper.

Literature cited

Bell, G A C, 1966 — The size of a series of Leicestershire newts. *Brit. J. Herpet.*, **3**: 279-284.
Bjorklund, M., 1990. — A phylogenetic interpretation of sexual dimorphism in body size and ornament in relation to mating system in birds. *J. evol. Biol.*, **3**: 171-183.
Breuil, M. & Parent, G. H, 1987. — Essai de caractérisation du Triton alpestre hellénique *Triturus alpestris veluchiensis*. I. Historique et présentation de nouvelles données *Alytes*, **6**· 131-151
Caetano, M. H., 1982. — Variabilité sexuelle de *Triturus boscai* (Lataste, 1879) dans le Parc National de Peneda-Geres (Portugal). *Amphibia-Reptilia*, **3**: 99-109.
Dely, O. G., 1960. — Examen biométrique, éthologique et oecologique du Triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti) des populations du bassin des Carpathes. *Acta zool Acad. Sci. Hungr, Budapest*, **6** 57-100.
Dorda, J. & Esteban, M, 1986. — Evolution and subspeciation of Iberian *Triturus marmoratus*. *In*: Z Roček (ed), *Studies in herpetology*, Prague, Charles University: 159-164.
Duellman, W. E. & Trueb, L., 1986. — *Biology of amphibians*. New York, McGraw-Hill:1-670.
Feldmann, R., 1981. — Di Amphibien und Reptilien Westfalens *Abhandlungen aus dem Landesmuseum fur Naturkunde zu Munster in Westfalen*, **43**: 1-161.
Fuhn, I. E., 1960. — Fauna Republicii Populare Romine Amphibia. *Ed. Acad. Rep. Pop. Rom.*, **14**: 1-288.
Gabriel, K. P. & Sokal, R. R., 1969. A new statistical approach in geographic variation analysis. *Syst. Zool.*, **18**: 259-278.
Giacoma, C., Picariello, O., Puntillo, D, Rossi, F & Triperi, S, 1988. — The distribution and habitats of the newt (*Triturus*, Amphibia) in Calabria (southern Italy). *Monit. zool. ital*, (n.s.), **22**: 449-464.
Gislen, T. & Kauri, H., 1959. — Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles with notes on their growth and ecology. *Acta vertebratica, Stockholm*, **1**: 193-397.
Glandt, D., 1981. — Zum postmetamorphoze-wachstum von *Triturus cristatus* (Amphibia, Urodela, Salamandridae) in Freiland. *Zool. Jb. Anat.*, **106**: 76-86.
Greenwood, P. J. & Adams, J, 1987. — Sexual selection, size dimorphism and a fallacy. *Oikos*, **48**: 106-108
Hagstrom, T, 1980 — Growth of newts (*Triturus cristatus* and *Triturus vulgaris*) at various ages. *Salamandra*, **16**: 248-251.
Halliday, T. R., 1975. — On the biological significance of certain morphological characters in males of the smooth newt *Triturus vulgaris* and of the palmate newt *Triturus helveticus* (Urodela: Salamandridae). *Zool. J. Linn. Soc.*, **56**: 291-300.
----- 1977 — The courtship of European newts: an evolutionary perspective *In*: D H Taylor & S. I. Guttman (eds.), *The reproductive biology of amphibians*, New York, Plenum Press: 185-232.

----- 1990. — Morphology and sexual selection. *Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 1990 (Atti VI Convegno Nazionale Ass. "Alessandro Ghigi", Torino, 1989). 9-21

HALLIDAY, T. R. & VERRELL, P. A., 1986. — Sexual selection and body size in amphibians. *Herpet. J.*, 1: 86-92.

----- 1988. — Body size and age in amphibians and reptiles. *J. Herpet.*, **22** 253-265.

HARRISON, J. D , GITTINS, S. P. & SLATER, F M , 1984. — Morphometric observations of smooth and palmate news in Mid-Wales. *Brit. J. Herpet.*, **6**: 410-413.

KALEZIĆ, M. L., DŽUKIĆ, G. & POPADIĆ, A., 1989 b. — Paedomorphosis in Yugoslav alpine newt (*Triturus alpestris*) populations. morphometric variability and sex ratio. *Arh. biol. nauka, Beograd*, **41**: 67-79.

KALEZIĆ, M. L., DŽUKIĆ, G, STAMENKOVIĆ, S. & CRNOBRNJA J., 1989 a. — Morphometrics of the crested newt (*Tristurus cristatus* complex) from Yugoslavia· relevance for taxonomy. *Arh biol. nauka, Beograd*, **42**: 17-37.

KALEZIĆ, M. L., DŽUKIĆ, G. & TVRTKOVIĆ, N., 1990. — Newts (*Triturus*, Urodela) of the Bukovica and Ravni Kotari regions. *Spixiana*, **13**: 329-338.

KALEZIČ, M. L. & STEVANOVIĆ, A M , 1980 — Morphological variation in the crested newt, *Triturus cristatus* (Urodela, Amphibia) from Kruševačka župa (Central Serbia) *Biosistematika, Beograd*, **6**: 69-80

KAPLAN, R. H. & SALTHE, S. N., 1979. — The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders. *Amer. Natur.*, **113**: 671-689.

KLEWEN, R., 1983. — Kammolch — *Triturus c. cristatus* (Laurenti 1768). *In* A. GEIGER & M. NIEKISCH (eds.), *Die Lurche und Kriechtiere im nordlichen Rheinland*, Bonn, Gotzky-Drucke: 65-70.

LEUTENEGGER, W & CHEVERUD, J. M., 1985. — Sexual dimorphism in Primates the effects of size. *In*. W. L. JUNGERS (ed.), *Size and scaling in Primate biology*, New York, Plenum Press: 33-50.

MALACARNE, G., 1984. — Female attractiveness and male choice in the crested newt *Triturus cristatus carnifex* (Laur.). *Monit. zool. ital.*, (n s.), **18**: 172-173.

MALACARNE, G. & CORTASSA, C., 1983. Sexual selection in the crested newt. *Anim. Behav.*, **31**: 1256-1257.

NIEKISCH, M., 1983 — Teichmolch — *Triturus v. vulgaris* (Linnaeus, 1758). *In*: A. GEIGER & M. NIEKISCH (eds.), *Die Lurche und Kriechtiere im nordlichen Rheinland*, Bonn, Gotzky-Drucke: 76-80.

OZETI, N., 1964 — Studies on the morphology, taxonomic position, seasonal activity and thermotaxic behaviour of *Triturus vulgaris* (Linnaeus) in the Aegean region *Sci. Rep. Fac. Sci. Ege Univ.*, **15**: 1-49. (In Turkish with English summary.)

----- 1968. — Taxonomic position of the newts living in Kucukcekmece (Istanbul). *Scient. rep. Fac. Sci. Ege Univ.*, **53**: 1-12.

RALLS, K., 1977. Sexual dimorphism in mammals. avian models and unanswered questions. *Amer. Nat.*, **111**· 917-938.

RAXWORTHY, C. J., 1988. A description and study of a new dwarf subspecies of smooth newt, *Triturus vulgaris*, from western Anatolia, Turkey. *J. Zool., Lond.*, **215**: 753-763.

----- 1989. Courtship, fighting and sexual dimorphism of the banded newt, *Triturus vittatus ophryticus*. *Ethology*, **81**: 148-170.

REILLY, S. M., 1987. — Ontogeny of the hyobranchial apparatus in the salamanders *Ambystoma talpoideum* (Ambystomatidae) and *Notophthalmus viridescens* (Salamandridae): the ecological morphology of two neotenic strategies. *J. Morph.*, **191**: 205-214.

SCHMIDTLER, J. J. & SCHMIDTLER, J. F., 1967. — Uber die Verbreitung der Molchgattung *Triturus* in Kleinasien. *Salamandra*, **3**: 15-36.

SHAFFER, H. B. & BREDEN, F., 1989 — The relationship between allozyme variation and life history non-transforming salamanders are less variable. *Copeia*, **1989** (4): 1016-1023.

SHINE, R., 1979. — Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, **1979** (2): 297-306.

----- 1989. — Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism a review of the evidence *Quart. Rev Biol.*, **64**: 419-461.

SOKAL, R. R. & ODEN, N L , 1978 — Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biol. J. Linnean Soc.*, **10**: 199-228.

Sokal, R. R. & Rohlf, F., 1981 – *Biometry* San Francisco, W. H Freeman & Co: 1-776.

Steel, R. C. D. & Torrie, H. J., 1960. – *Principles and procedures in statistics*. New York, McGraw-Hill: 1-481.

Steward, J. W., 1969 *The tailed amphibians of Europe*. David & Charles, Newton Abbot: 1-180.

Thorn, R., 1969. – *Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. Paris, Lechevalier 1-376.

Tucić, N & Kalezić, M L., 1984. Morphological variation within and among populations of the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Biosistematika, Beograd*, **10**. 45-58.

Tucić, N., Kalezić, M L. & Džukić, G., 1985 – Morphometric variability in the *Triturus vulgaris* population with facultative paedomorphosis. *Zool. Anz.*, **215** 102-108.

Van Gelder, J. J, 1973. – Ecological observation on Amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus* Razoumowski migration, hibernation and neoteny. *Neth. J. Zool.*, **23**: 86-108.

Van Valen, L., 1965. – Morphological variation and width of ecological niche *Amer Nat.*, **99**: 377-390.

Verrell, P. A, 1984 a. Sexual interference and sexual defense in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Z. Tierpsychol.*, **66**: 242-254.

----- 1984 b – Responses to different densities of males in the smooth newt, *Triturus vulgaris*: "one at a time, please". *J. Herpet.*, **18**. 482-484.

----- 1985 – Getting into a pickle with preserved specimens: formalin and distorsion in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Herpet. J.*, **1**: 39-40.

----- 1986. Male discrimination of larger, more fecund females in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *J. Herpet.*, **20**: 416-423.

Verrell, P A & Francillon, H., 1986. – Body size, age and reproduction in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *J. Zool., London*, **210**: 89-100.

Wolterstorff, W. & Radovanović, M, 1938 – *Triturus alpestris reiseri* Wern und *Triturus alpestris alpestris* (– *typica*) Laur. vergesellschaftet im Prokoško See. *Zool. Anz.*, **122**. 23-30.

Corresponding editor: Tim Halliday.

Appendix A

Localities of populations from which newt samples were taken and the number of females + males (respectively) collected.

Triturus vulgaris

(1) Podstrmec village, near Velike Lašče, 556 m above sea level, 20 + 20, (2) Salakovac village, near Labin, 320 m, 20 + 20; (3) Svica village, near Otočac, 450 m, 19 + 11; (4) Krk island, 450 m, 15 + 16, (5) Lički Osik, near Gospić, 580 m, 18 + 15, (6) Orle village, near Zagreb, 100 m, 20 + 19; (7) Jankovac, Mount Papuk, 470 m, 20 + 20; (8) Jelah village, near Teslić, 200 m, 20 + 20; (9) Baranjsko Petrovo Selo, near Beli Manastir, 85 m, 18 + 20, (10) Suljam village, Mount Fruška Gora, 200 m, 20 + 20; (11) Ravenica, Obedska bara, 80 m, 16 + 24; (12) Bukovac village, near Valjevo, 425 m, 19 + 20; (13) Lake Zmijinje, Mount Durmitor, 1495 m, 19 + 22, (14) Lake Zminičko, Mount Sinjajevina, 1285 m, 27 + 24; (15) Tutin, 895 m, 20 + 26; (16) "Jezero", Mount Sveti Ilija, near Vranje, 1120 m, 20 + 20; (17) Belo Polje, near Pirot, 395 m, 20 + 20; (18) Rtanj village, Mount Rtanj, 575 m, 20 + 20, (19) Sisevac village, near Ćuprija, 370 m, 20 + 20, (20) Trešnja, near Beograd, 260 m, 17 + 18; (21) Domanovići village, near Stolac, 140 m, 20 + 20, (22) Balješina Lokva, Mount Orjen, 1330 m, 20 + 20; (23) Osječenica village, near Vilusi, 950 m, metamorphic newts: 52 + 52, paedomorphic newts 52 + 52, (24) Streževo village, near Bitolj, 675 m, 20 + 20; (25) Smilčić village, near Zadar, 190 m, 19 + 14.

Triturus cristatus complex

(1) Goče, Štanjel, 250 m above sea level, 18 + 13; (2) Salakovac village, near Labin, 320 m, 15 + 20; (3) Ig (Podstrmec), 560 m, 19 + 26, (4) Budinjak, Mount Zumberak, 770 m, 20 + 14, (5)

Turjanci, near Radenci, 195 m, 13 + 11; (6) Orle village, near Zagreb, 100 m, 15 + 16; (7) Slavonski Brod, 100 m, 10 + 14; (8) Donja Dubrava village, near Tuzla, 230 m, 17 + 10; (9) Dobrsko Selo, near Cetinje, 250 m, 18 + 15; (10) Mount Lovćen, 1354 m, 19 + 13; (11) Bjeloši village, near Cetinje, 880 m, 21 + 14; (12) Donji Stoj village, near Ulcinj, 0 m, 13 + 15; (13) Svetozar Miletić village, near Sombor, 100 m, 16 + 10; (14) Bukovac village, near Valjevo, 425 m, 13 + 14; (15) Ravanica, Obedska Bara, 80 m, 17 + 14; (16) Novi Kneževac, 80 m, 14 + 10; (17) Trešnja, near Beograd, 260 m, 56 + 13; (18) Radošiće, Mount Kopaonik, 660 m, 25 + 11; (19) Ivanovo village, near Pančevo, 70 m, 20 + 31; (20) Rataje village, Aleksandrovac, 260 m, 24 + 33; (21) Novo Brdo, near Priština, 860 m, 20 + 20; (22) Đafa, Mount Galičica, 1550 m, 32 + 30; (23) Prilep, 640 m, 11 + 16; (24) Rtanj village, Mount Rtanj, 620 m, 19 + 16; (25) "Jezero", Mount Sveti Ilija, near Vranje, 1120 m, 11 + 21; (26) Visoka Cuka, Mount Kožuf, 1200 m, 22 + 16; (27) Stubik, 170 m, 15 + 14; (28) Negotin, 25 m, 16 + 13; (29) Vlasina, 1340 m, 17 + 17; (30) Lesnovo, 940 m, 13 + 11.

APPENDIX B

Summary of information on sexual size difference (SSD) in *Triturus* species. Degree of difference is expressed as ratio of the total length (quotient of mean values of females and males). Only data obtained from population samples of 10 and more specimens of each sex were included. p, paedomorphic newts; m, metamorphic newts.

	Range of SSD	Locality	Source
T. vulgaris	0.96 – 0.97	England	BELL, 1966; HARRISON et al., 1984
	0.98 – 1.02	Sweden	GISLEN & KAURI, 1959
	0.96 – 0.98	Roumania	FUHN, 1960
	0.94 – 0.98	Germany	NIEKISCH, 1983
	0.94 – 1.02	Turkey	OZETI, 1964, 1968; SCHMIDTLER & SCHMIDTLER, 1967; RAXWORTHY, 1988
	0.81 – 1.05	Yugoslavia	This study
	p 1.05, m 1.01	Yugoslavia	This study
T. helveticus	1.15	England	HARRISON et al., 1984
	1.10	Germany	FELDMANN, 1981
	p 1.08, m 1.08	Netherland	VAN GELDER, 1973
T. boscai	1.10 – 1.16	Portugal	CAETANO, 1982
T. italicus	1.25	Italy	GIACOMA et al., 1988
T. montandoni	1.11	Roumania	FUHN, 1960
T. vittatus	0.81 – 0.83	Turkey	SCHMIDTLER & SCHMIDTLER, 1967; RAXWORTHY, 1989
T. alpestris	1.18	Roumania	FUHN, 1960
	1.18	Germany	FELDMANN, 1981
	1.13 – 1.18	Hungary	DELY, 1960
	1.10 – 1.11	Yugoslavia	This study
	p. 1.07-1.12, m 1.12-1.20	Greece	BREUIL & PARENT, 1987
	1.09	Italy	GIACOMA et al., 1988
	p. 1.08-1.14, m 1.16-1.20	Yugoslavia	WOLTERSTORFF & RADOVANOVIĆ, 1938; this study

T. marmoratus	1.07 – 1.12	Spain	DORDA & ESTEBAN, 1986
T. cristatus	0.99 – 1.08	Germany	FELDMANN, 1981; KLEWEN, 1983
	1.07	England	BELL, 1966
	1.08	Roumania	FUHN, 1960
	1.07 – 1.16	Yugoslavia	This study
T. dobrogicus	1.06 – 1.22	Yugoslavia	This study
	1.03	Roumania	FUHN, 1960
T. cristatus × *T. dobrogicus*	1.01	Roumania	FUHN, 1960
T. karelinii	1.09 – 1.14	Yugoslavia	This study
T. dobrogicus × *T. karelinii*	1.01	Yugoslavia	This study
T. carnifex	1.03	Italy	GIACOMA et al., 1988
	0.99 – 1.18	Yugoslavia	This study





International Journal of Batrachology
published by ISSCA

GUIDE FOR AUTHORS

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as color or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviors, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or Table IV. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (SOMEONE, 1948; SO & SO, 1987; EVERYBODY et al., 1882). References in the Literature cited section should be presented as follows:

– when in a periodical:

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. – Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, **12**: 121-145.

– when in a multi-authors book:

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. – Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

– when a book:

BOURRET, R., 1942. – *Les Batraciens de l'Indochine*. Hanoï, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. I-IV.

Manuscripts should be submitted *in triplicate* either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, systematics, biogeography, evolution, genetics or developmental biology, or to Günter GOLLMANN (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology or life history.

Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees. If possible, after acceptance, a copy of the final manuscript on a diskette (preferably high density double-sided 3.5 inches, and using Microsoft Word, but any other diskette and software will do) should be sent to the Chief Editor.

No page charges are requested from author(s), but the publication of color photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by *Alytes* to the author(s). Additional reprints may be purchased.



Published with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, France).

Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.

Numéro de Commission Paritaire: 64851.

Alytes, 1992, **10** (2): 37-80.

Contents

Alytes is printed on acid-free paper.

Alytes is indexed in *Biosis, Cambridge Scientific Abstracts, Current Awareness in Biological Sciences, Pascal, Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record.*

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.
Dépôt légal: 3ème trimestre 1992.